

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie

Zaměření: Terestrická ekologie



Bc. Petr Rauner

Srovnávací analýza sexuálního a agonistického chování gekonů čeledi
Eublepharidae

Comparative analysis of sexual and agonistic behaviour in eyelid geckos (Eublepharidae)

Diplomová práce

Školitel: doc. Mgr. Lukáš Kratochvíl, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Lukáš Kubička, Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13. 8. 2014

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych rád poděkoval především svému školiteli doc. Mgr. Lukáši Kratochvílovi, Ph.D. a konzultantovi Mgr. Lukáši Kubičkovi, Ph.D. za jejich ochotu, obětavost a dobré rady při psaní této diplomové práce. Dále bych rád poděkoval Jiřímu Hadravovi a zvláště pak Tomáši Telenskému za pomoc se statistickým zpracováním výsledků. Nakonec ještě děkuji všem svým přátelům a spolubydlícím za každou projevenou čtvrthrst podpory, kterou mě při psaní této diplomové práce hojně zahrnovali.

Abstrakt

Pohlavní výběr je považován za hlavní selekční tlak ovlivňující velikost živočichů a tím i evoluci pohlavního dimorfismu ve velikosti těla (SSD). Gekoni čeledi *Eublepharidae* neboli gekončíci jsou monofyletickou skupinou vykazující výraznou variabilitu ve směru SSD. Lze mezi nimi tedy nalézt jak druhy s většími samci, tak i druhy s většími samicemi. Též se předpokládalo, že se jednotlivé druhy liší v přítomnosti samčích soubojů a komplexitě samčího prekopulačního chování. Právě tato rozmanitost ve výskytu či absenci výrazných prvků samčího chování se mohla v minulosti výrazně podílet na současné podobě SSD u gekončích. Tato práce je zaměřena na odhalení souvislostí mezi směrem SSD a přítomností či nepřítomností vibrace ocasem během námluv a soubojů s ostatními samci. Za pomoci behaviorálního testování bylo zjištěno, že samčí souboje jsou přítomny u všech zkoumaných druhů, a to i u těch, u kterých se předpokládalo jejich vymizení. U některých druhů byl odhalen výrazný sezónní vliv na samčí agresi, který by mohl mít souvislost se směrem SSD. Výskyt vibrace během námluv byl potvrzen u druhů s oběma směry pohlavního dimorfismu. Přítomnost vibrace v průběhu námluv je u gekončích pravděpodobně ancestrální a zanikla během evoluce skupiny celkem čtyřikrát nezávisle na sobě, a to opět u linií s oběma směry SSD. Nebyla tedy nalezena žádná souvislost mezi směrem SSD a výskytem samčích soubojů či vibrace během námluv. Míra SSD u druhů této čeledi dobře odpovídá celkové velikosti těla podle tzv. Renschova pravidla - u větších druhů bývají větším pohlavím samci, zatímco u menších druhů jsou to samice. Jedinou výraznou odchylkou z jinak úzké závislosti samčí a samičí velikosti je jediný striktně arborikolní gekončík *Aeluroscalabotes felinus*.

Klíčová slova: Eublepharidae, gekončíci, pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, samčí agrese, vibrace ocasem

Abstract

Sexual selection is one of main selective pressure affecting body size, and subsequently leads to the evolution of sexual size dimorphism (SSD). The eyelid geckoes, family Eublepharidae, are a monophyletic group with considerable variability in SSD, including both male-larger and female-larger species. In general, it was supposed that eyelid geckos are highly variable in presence of male combats and in complexity of male pre-copulatory behaviour, and that this variability in this conspicuous male behaviour may lead to differences in SSD. The aim of this study was to reveal relationships between the direction of SSD and presence/absence of tail vibration during precopulatory phase and male combat behaviour. Using behavioural testing, it was revealed that male combats are present in all tested species, even in species, where the absence of such behaviour was supposed so far. In several species, the strong effect of seasonality to male aggression was observed, which may play a role in the evolution of SSD. The evolutionary changes in the presence/absence of tail vibration during precopulatory phase were independent on changes in the direction of SSD, the presence of tail vibration seems to be ancestral state for these lizards. During the evolution of this group, the tail vibrations disappeared four times independently in lineages with both directions of SSD. In conclusion, no relationships between direction of SSD and males combat or tail vibration during precopulatory phase was revealed. In eyelid geckos, the direction of SSD is well correlated with total body size following Rensch's rule – species with larger body size have larger males, while species with smaller body size have larger females. Significant exception of this rule is the species *Aeluroscalabotes felinus*, which is as the only eyelid gecko exclusively arboricolous.

Key words: Eublepharidae, sexual size dimorphism, tail vibration, male aggression

OBSAH

| | |
|--|-----------|
| 1. ÚVOD | 8 |
| 1.1. Primární příčiny pohlavního dimorfismu | 8 |
| 1.2. Pohlavní výběr a jeho mechanismy..... | 9 |
| 1.3. Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (SSD) | 10 |
| 1.4. Renschovo pravidlo | 15 |
| 1.5. Taxonomické zařazení skupiny Eublepharidae | 17 |
| 1.6. Charakteristika a taxonomické členění čeledi Eublepharidae | 19 |
| 1.7. Prvky sexuálního a agresivního chování gekončíka nočního..... | 26 |
| 2. Metodika | 28 |
| 3. Výsledky | 31 |
| 3.1. Výsledky měření a pokusů | 31 |
| 3.2. Renschovo pravidlo | 36 |
| 3.3. Fylogenetická rekonstrukce evoluce | 38 |
| 4. Diskuze | 42 |
| 5. Závěr | 45 |
| Seznam použité literatury | 46 |

1. ÚVOD

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (SSD) je jednou z nejběžnějších forem pohlavního dimorfismu vůbec. I přes to, že jde o velmi výrazný, hojně zkoumaný znak přítomný napříč všemi živočišnými liniemi, zůstávají primární příčiny vzniku SSD u mnoha skupin stále neobjasněny a nabízí tak mnoho příležitostí k výzkumu.

Čeď *Eublepharidae* je monofyletická skupina, která vykazuje velkou variabilitu ve velikosti a směru SSD a komplexitě samčího prekopulačního a agresivního chování. To z ní činí ideální soubor pro studium pohlavního dimorfismu ve velikosti těla.

Cílem této diplomové práce je stanovit směr a rozsah SSD u jednotlivých druhů gekonů čeledi *Eublepharidae*, zjistit možné souvislosti směru SSD s výskytem jednotlivých prvků sexuálního a agonistického chování samců, konkrétně samčích soubojů a vibrace ocasem samce v průběhu námluv, a určit ancestrální stav pro tyto prvky samčího chování. Za tímto účelem jsem prováděl behaviorální testování v podobě interakcí samec-samec a samec-samice, kde jsem sledoval výskyt jednotlivých prvků samčího chování. Po vyhodnocení těchto interakcí byla přítomnost daných prvků srovnána s fylogenezí čeledi a směrem SSD u jednotlivých druhů.

1.1. Primární příčiny pohlavního dimorfismu

Primární příčinou vzniku oddělených pohlaví, a tím i pohlavního dimorfismu, byl zřejmě vznik anizogamie. Nejprve došlo ke vzniku tzv. funkční anizogamie, tedy rozrůznění pohlavních buněk (gamet) obvykle do dvou, popř. i více typů, kdy gamety jednoho typu mohly splynout pouze s gametami jiného typu. Evolučním důvodem bylo zřejmě zabránění vzniku zygot spojením vzájemně příbuzných buněk (Power 1976). Funkční anizogamii následovala pravděpodobně velmi rychle i anizogamie morfologická, tedy diferenciací gamet na mikro- a makrogamety. Jak je již z názvu patrné, makrogamety jsou větší a obvykle nepohyblivé, zatímco mikrogamety bývají zpravidla menší a pohyblivé. V klasickém případě poskytuje makrogameta výsledné zygotě cytoplasmu i genetický materiál, zatímco mikrogameta přispívá pouze svým genetickým materiálem. Mikrogamety bývají navíc často produkovány v obrovském nadbytku. Vzniká zde tedy výrazný trade-off mezi počtem gamet a jejich velikostí (Leonard 2010).

Jsou-li u daného druhu oba typy pohlavních buněk produkovány stejným jedincem, pak jde o příklad tzv. hermafroditismu. V takovém případě nelze odlišit žádná pohlaví, a tím pádem ani žádný pohlavní dimorfismus. Zajímavějšími jsou v tomto ohledu gonochoristé, u kterých je produkce každého typu gamet záležitostí oddělených pohlaví – samců produkujících mikrogamety a samic produkujících makrogamety. Vzhledem k nepoměrnému rozdílu v investicích do jednotlivých typů pohlavních buněk je zřejmé, že každé pohlaví tíhne k jiné životní strategii. Na každé pohlaví působí trochu odlišné selekční tlaky a z toho plynoucí adaptace. V důsledku toho vznikají kromě primárních pohlavních znaků, tj. morfologické odlišnosti gonád, také mnohdy výrazné druhotné pohlavní znaky zahrnující odlišné zbarvení, tvar a velikost těla či rozdíly v chování mezi jednotlivými pohlavími. Tyto vlastnosti nazýváme souhrnně jako pohlavní dimorfismus neboli pohlavní dvojtvárnost (Darwin 1871).

1.2. Pohlavní výběr a jeho mechanismy

Hlavním faktorem určujícím vznik pohlavního dimorfismu je pravděpodobně pohlavní výběr. Narozdíl od přírodního výběru, který upřednostňuje jedince schopné vzdorovat lépe vlivům prostředí, tedy obvykle ty s vyšší viabilitou a fertilitou, jsou působením pohlavního výběru selektováni jedinci s větší sexuální zdatností. Ti jsou oproti ostatním jedincům upřednostňováni díky tomu, že dokáží svého sexuálního partnera získat efektivněji než jejich konkurenti stejného druhu a pohlaví. Tento výběr však nepůsobí na obě pohlaví stejnou měrou. Jak už bylo řečeno, samice vkládají do produkce potomstva mnohem více zdrojů a často též mnohem více investují do péče o potomstvo. Jsou tedy obecně mnohem vybíravější než samci, z čehož plyne, že právě na samce působí pohlavní výběr mnohem intenzivněji. V důsledku toho lze právě u samců v hojně míře nalézt řadu velmi výrazných morfologických i behaviorálních znaků, které se u samic nevyskytují. Tyto znaky mají často za účel jednak upoutat pozornost samice a jednak ukázat kvalitu samce. Například samec, který exponuje výrazné zbarvení či nápadně zvětšenou tělní část, ukazuje samici, že je velmi schopným samcem, neboť si dokázal zajistit dostatek zdrojů nejen ke svému přežití, ale také k vytvoření těchto často energeticky náročných struktur (Darwin 1871). Dalším možným vysvětlením výrazných samčích znaků je tzv. hypotéza handicapů. Ta předpokládá, že pro samici je za určitých podmínek výhodné vybrat si nejvíce handicapovaného samce, např. jedince s nejdelšími ocasními pery (Zahavi 1975, Iwasa *et al.* 1991). Takový samec totiž

ukazuje, že je zřejmě neobyčejně schopný, dokáže-li i přes svůj handicap úspěšně přežívat. Handicapem v tomto případě nemusí být pouze druhotný pohlavní znak, ale např. také zranění vzniklé během života či stáří jedince (Wetton *et al.* 1995). K upoutání pozornosti je důležité, aby byl daný znak samičkami snadno rozpoznatelný, a proto samci vytváří často znaky ve formě, pro kterou jsou samice vnímavé z jiných důvodů. Samci tetry velkoploutvé (*Corynopoma riisei*) mají praporek, kterým se snaží samičku zaujmout. V tůních, kde se tyto ryby živí převážně mravenci, dochází k preferenci samců se skvrnou na praporku ve tvaru mravence (Kolm 2012). V případě afrických tlamovců čeledi Cichlidae mají samci na řitní ploutvi výrazné jikerné skvrny. Tyto skvrny se samice během tření pokouší posbírat spolu s vlastními jikrami, přičemž v tu chvíli samec vypustí mlíčí, čímž si zajistí oplození jiker v tlamě samice (Wickler 1962 podle Hert 1989). Samice navíc preferují samce s větším množstvím skvrn (Hert 1989). Mezipohlavní interakce nejsou samozřejmě jediným důvodem pohlavního dimorfismu. Obzvláště mezi samci dochází k vnitropohlavním interakcím v podobě soubojů a obhajobě teritoria, jejichž výsledek pochopitelně značně ovlivňuje evoluční úspěch daného jedince. Samci mají tedy tendenci upravovat zbarvení, tvar a velikost těla a tělních výrůstků takovým způsobem, aby v těchto interakcích byli v co největší výhodě, popř. aby samotné interakci předešli jen tím, že sokovi již předem ukáží svou převahu.

1.3. Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (SSD)

Mezipohlavní rozdíly ve velikosti těla neboli sexual size dimorphism (dále jen SSD) jsou pravděpodobně nejrozšířenější formou pohlavního dimorfismu. Podle všeobecně uznávaných teorií jsou za vznik SSD patrně zodpovědné především dva typy selekčních tlaků. Prvním z nich je pohlavní výběr, který působí především na samce a obvykle je nutí zvětšovat svou velikost (Darwin 1871). Větší samci mají před ostatními výhodu v soubojích, obhajobě teritoria a často bývají i atraktivnější pro samice. Na zvětšování těl samic naopak působí tzv. selekce na plodnost. Je totiž zřejmé, že větší samice mají pravděpodobně evoluční výhodu v tom, že jsou na rozdíl od menších samic schopné vyprodukovat více potomků popř. stejný počet potomků větší velikosti v rámci jedné reprodukční události (Darwin 1871, Shine 1988, Fairbairn 1997). Mimo těchto dvou hlavních selekčních tlaků je SSD ovlivněn také rozdíly v ekologii obou pohlaví, tj. např. potravou či habitatem (Slatkin 1984). Není však zřejmé, zda tyto rozdíly jsou vždy příčinou či až důsledkem SSD. U bezobratlých živočichů

a poikilothermních skupin obratlovců, tj. ryb, obojživelníků a plazů, jsou většinou větším pohlavím samice, u savců a ptáků tomu bývá naopak (Abouheif & Fairbairn 1997).

U savců zřejmě souvisí míra a směr SSD s reprodukčními systémy. U polygynních druhů, kterých je mezi savci většina (Krebs & Davis 1981), bývá větším pohlavím obvykle samec. U těchto druhů vzniká v důsledku polygynie nadbytek samců, což pravděpodobně zvětšuje selekční tlak působící na zvětšování jejich těla. Toto však neplatí univerzálně. Nejnápadnější pohlavní dimorfismus ve velikosti těla lze patrně nalézt u ploutvonožců, a to konkrétně u rypouše sloního (*Mirounga leonina*), u něhož mohou samci dorůst až sedmkrát větší velikosti než samice (Lindenfors *et al.* 2002). Právě u ploutvonožců je však pravděpodobné, že výrazný SSD ve prospěch samců nebyl důsledkem, ale naopak předpokladem pro vznik polygynie (Krüger *et al.* 2014). Monogamní savci bývají obvykle spíše monomorfní. Větší samice se vyskytují například u zajícovitých (Griffing 1974) a netopýrů (Storz *et al.* 2001). U některých druhů se zdá, že přítomnost větších samic může souviset s jejich dominantní rolí ve skupině. Toto platí např. u mangusty jižní (Rasa 1972), hyeny skvrnitě (East *et al.* 1993) nebo křečka zlatého (Payne & Swanson 1970).

U ptáků bývá pohlavní dimorfismus přítomen spíše ve formě různého zbarvení a délky peří než ve velikosti těla. Souvisí to pravděpodobně s monogamií, která je velmi častá především u tropických ptáků (Kirkpatrick *et al.* 1990). Výrazný SSD se projevuje u ptáků s harémovým nebo lekovým systémem rozmnožování, kdy samec je větším pohlavím (Oakes 1992). Větší samice lze nalézt u sov a dravců, kde je možným důvodem to, že samice v průběhu hnízdění zůstávají většinu času na hníždě a podílí se tedy na obraně hnízda výrazně více než samci (Andersson & Norberg 1981, Székely *et al.* 2004). Větší samice se vyskytují také u druhů s prohozenými rolemi, kde samice obhajují teritorium, zatímco sezení na vejcích a péče o mláďata připadá samcům, jako např. u ostnáků a lyskonohů (Jenni & Collier 1972).

U obojživelníků bývají obvykle větší samice, a to hlavně u žab (Shine 1979). Zdá se, že zde je to způsobeno především vlivem selekce na plodnost. Samice žab sice rostou pomaleji než samci, avšak díky tomu, že dospívají mnohem později, dosahují větších velikostí a dožívají se většího stáří (Zhang & Lu 2013a). Díky tomu jsou schopné vyprodukovat za život mnohem více potomků, než kdyby dospěly dříve v menší velikosti, neboť velikost snůšky je tu velmi úzce spjata s tělesnou velikostí. Pro samce je naopak výhodnější začít se rozmnožovat co nejdříve (Cadeddu *et al.* 2012). U ocasatých obojživelníků lze nalézt jak druhy s většími samci, tak i druhy s většími samicemi. Hrát roli zde může jak selekce

na plodnost, tak i pohlavní výběr ve formě samičí volby či samčích soubojů (Shine 1979, Wells 2007). Obě pohlaví zde povětšinou rostou zhruba stejnou rychlostí a SSD tedy vzniká díky pohlavnímu bimaturationismu (Zhang & Lu 2013b).

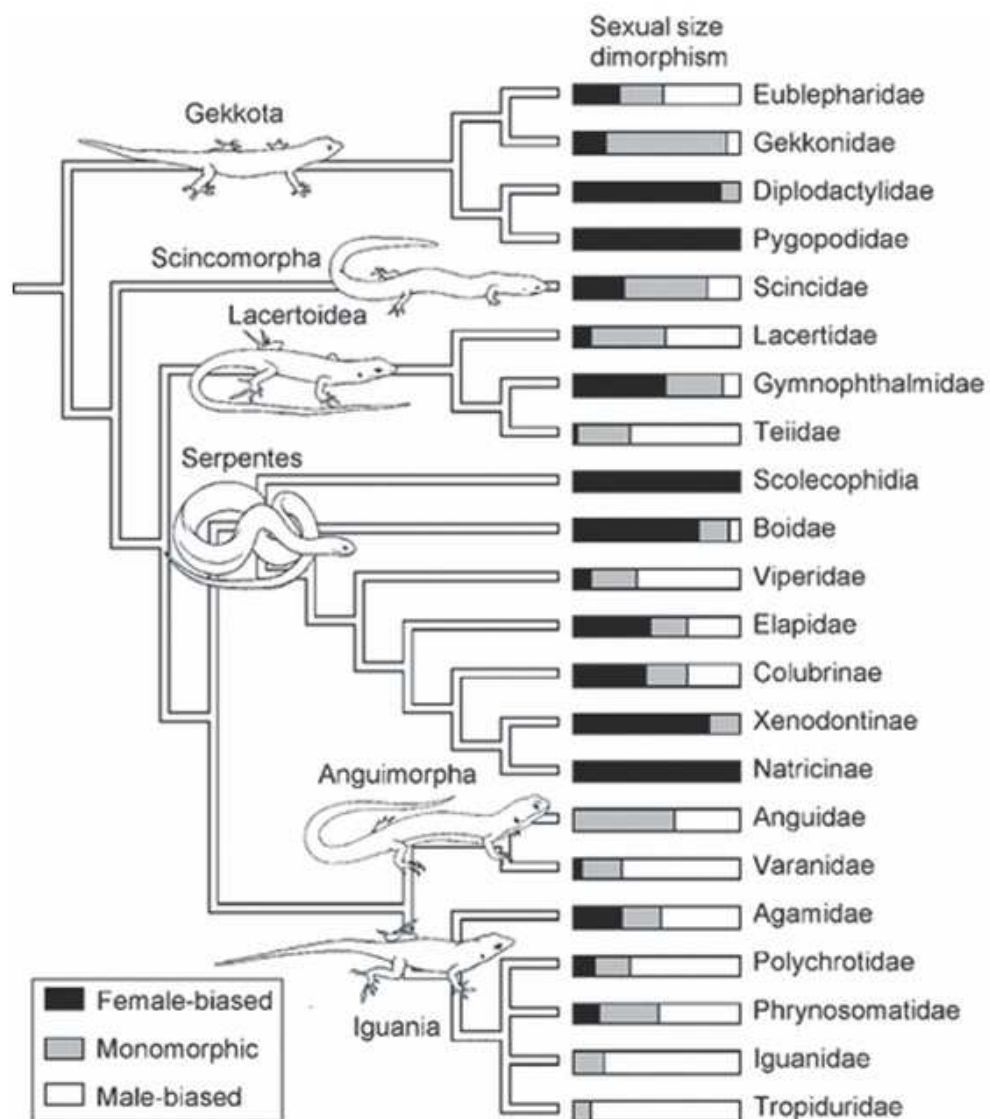
U ryb jsou v důsledku silného vlivu selekce na plodnost obvykle větším pohlavím samice (Berglund 1986). Menší samci mají naopak výhodu brzkého dospění a nižších nákladů na přežití (Gross 1985). Extrémním případem druhů s většími samicemi jsou hlubokomořští d'asové. U těchto ryb žijí miniaturní samci na těle samice. Toto spojení může mít různou formu – od dočasného přichycení samce v době rozmnožování až po obligatorní parazitismus, kdy může dojít až ke srůstu tkání a spojení krevních oběhů (Pietsch 2005). Větší samci se vyskytují obvykle u druhů, kde je potřeba obhajovat teritorium, harém, či kde samec provádí jinou činnost, při které mu větší velikost přináší výhodu (Downhower *et al.* 1983). Zajímavým příkladem může být cichlida *Lamprologus callipterus* z jezera Tanganika, u které samci shromažďují ve svém teritoriu schránky plžů, do nichž kladou samice své snůšky. Jelikož velikost samic tohoto druhu je naopak omezena tím, že se musí vejít do ulity, dochází k situaci, kdy samec může být až 12x těžší než samice (Schütz & Taborsky 2000).

U bezobratlých jsou zpravidla větší samice (Hurlbutt 1987, Gotelli & Spivey 1992) a v porovnání s obratlovci mohou být mezipohlavní rozdíly mnohem extrémnější, jako je tomu například u na samici žijícího samce rypohlavce zeleného (*Bonelia viridis*) (Berec *et al.* 2005). Mezi bezobratlými najdeme také vůbec největší zdokumentovaný mezipohlavní rozdíl směrem k větším samicím, a to u chobotnice *Tremoctopus violaceus*, kde je samice až 40 000x delší než samec (Norman *et al.* 2002).

Větším pohlavím u plazů bývají samice. Důvodem bude pravděpodobně selekce na plodnost, která navíc zřejmě působí více na viviparní a temperátní druhy, které mají oproti svým vejcorodým a tropickým protějškům méně příležitostí k rozmnožení (Fitch 1981). U krokodýlů bývají zřejmě v důsledku přítomnosti samčích soubojů větší samci s výjimkou některých malých druhů, např. krokodýla čelnatého (*Osteolaemus tetraspis*) (Cox *et al.* 2007). U želv typ SSD značně podléhá způsobu života. U druhů pohybujících se ve vodním sloupci jsou obvykle větším pohlavím samice, neboť samec musí být při rozmnožování mrštný a pohyblivý. Naopak u terestrických želv a želv chodících po vodním dně jsou obvykle větší samci, kteří bojují o samice formou přetlačování (Berry & Shine 1980, Cox *et al.* 2007). U haterií mají samci větší tělo a hlavu, což jim přináší výhodu při kousání v soubojích (Herrel 2009).

U šupinatých plazů je směr SSD velmi variabilní a může nabývat obou podob jak mezi jednotlivými fylogenetickými liniemi, tak i v jejich rámci (**viz Obr. č. 1**). Stejně jako jinde, i zde je výskyt větších samců vysvětlován pohlavním výběrem a výskyt větších samic selekcí na plodnost. Pohlavní výběr se zde projevuje především prostřednictvím samčí agrese (Anderson & Vitt 1990, Earley *et al.* 2002, Kratochvíl & Frynta 2002). Výskyt samičí volby je u plazů spíše vzácností, ale lze ji najít např. u některých scinků (Cooper & Vitt 1993) nebo leguána mořského (*Amblyrhynchus cristatus*) (Vitousek *et al.* 2007). Selektce na plodnost se zřejmě projevuje více u druhů, kde je velikost snůšky variabilní, zatímco u druhů s konstantní velikostí snůšky má jen slabý vliv (Vitt 1986). Cox *et al.* (2003) však ukazuje, že i když lze najít korelaci teritoriality a velikosti snůšky s typem SSD, tak tato dokáže vysvětlit pouze 16% evolučních změn v míře SSD. Selektce na plodnost i pohlavní výběr mají tedy pravděpodobně vliv na výslednou podobu pohlavního dimorfismu, avšak současná srovnávací data nenasvědčují tomu, že by šlo o hlavní příčiny jeho vzniku (Cox *et al.* 2003). SSD zde bude pravděpodobně obecně silně ovlivněno morfotypem a habitatem, jak již bylo prokázáno například u anolisů (Butler *et al.* 2000).

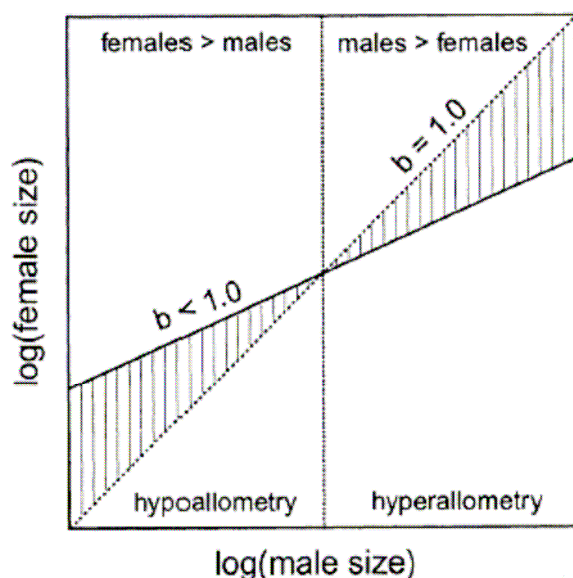
U hadů je v převážné většině větším pohlavím samice (Cox *et al.* 2007). Díky tvaru těla se zde může silně uplatnit selektce na plodnost (Shine 1994). Samice může totiž relativně snadno zvětšit velikost snůšky prodloužením délky těla, k čemuž může docházet i zvětšením počtu obratlů před ocasem (Shine 2000). Výskyt větších samců je téměř vždy spojen s přítomností samčích soubojů (Shine 1994), avšak existují i druhy s většími samicemi a přítomnými samčími souboji, např. zmije obecná (*Vipera berus*; Prestt 1971). Pro samce je na rozdíl od samic výhodnější mít delší ocas, který jim dává výhodu při soubojích i při páření (King 1989). Samci dosahují větších velikostí než samice často intenzivním růstem v dospělosti, zatímco dospělé samice vkládají energii hlavně do reprodukce (Shine 1994). Pro hady je však obecně nevýhodné příliš zvětšovat svou tělesnou velikost, neboť je to spojeno se sháněním a konzumací větší potravy (Rodríguez-Robles 2002). Zvláště u samců bylo ukázáno, že mohou manipulovat se svou dospělou velikostí tím, že dobrovolně hladoví (Pearson *et al.* 2002).



Obrázek č. 1: Znázornění procentuálního zastoupení jednotlivých typů SSD mezi liniemi šupinatých plazů (Cox *et al.* 2009).

1.4. Renschovo pravidlo

Renschovo pravidlo je obecné pravidlo, které předpokládá, že variabilitu SSD v rámci živočišných skupin lze vysvětlit evolučními změnami ve velikosti těla jednotlivých druhů (Rensch 1960 podle Abouheif & Fairbairn 1997). Predikuje, že v případě druhů s většími samci bude míra SSD růst spolu s velikostí druhu (hyperallometrie), zatímco u druhů s většími samice se bude naopak míra SSD s velikostí druhu zmenšovat (hypoallometrie) (viz Obr. č. 2). Tato skutečnost bývá často vysvětlována hypotézou pohlavního výběru, který zřejmě působí mnohem silněji na velikost samců a spolu s tím mění o něco méně i velikost samic (Dale *et al.* 2007). Samice jsou ve své velikosti však mnohem více omezovány, a to jak zdola minimální velikostí plodu či snůšky, tak i shora nutnými investicemi do reprodukce.



Obrázek č. 2: Schématické znázornění Renschova pravidla (Webb & Freckleton 2007).

Platnost Renschova pravidla byla již ověřena u mnoha skupin živočichů, a to především u druhů s většími samci, zatímco u druhů s většími samicemi je možné nalézt řadu výjimek (Fairbairn 1997). Webb & Freckleton (2007) dokonce tvrdí, že možná Renschovo pravidlo platí jen pro druhy, kde samec je větším pohlavím, zatímco pro druhy s většími samicemi ne.

U savců bylo Renschovo pravidlo prokázáno např. u primátů (Smith & Cheverud 2002), skotu (Polák & Frynta 2010), psů (Frynta *et al.* 2012), koz a ovcí (Polák & Frynta 2009). Je zajímavé, že v mnoha případech bylo Renschovo pravidlo prokázáno jak u divokých, tak

i domestikovaných zvířat (s výjimkou kura domácího; Remeš & Székely 2010), kde člověk-šlechtitel působil pravděpodobně jinak než pohlavní výběr.

U ptáků byla jeho platnost prokázána např. u kolibříků (Colwell 2000) a hrabavých (Abouheif & Fairbairn 1997) a nepotvrzena u sov (Abouheif & Fairbairn 1997).

Co se plazů týče, tak Renschovo pravidlo bylo v hojně míře zkoumáno u želv, kde však bylo dosaženo dosti rozdílných výsledků. Stephens & Wiens (2009) potvrdili jeho platnost u druhů s většími samci ve skupině Emydidae, avšak Halámková *et al.* (2013) jej ze všech želv potvrdila pouze u skupiny Testudinidae. Obě tyto analýzy poukazují na metodologické problémy s rozsáhlými analýzami velkého objemu dat od mnoha druhů z velkých a heterogenních skupin, které mohou vést k zavádějícím výsledkům. Mezi ještěry byla platnost Renschova pravidla prokázána u gekončků (Kratochvíl & Frynta 2002, 2006), varanů (Frýdlová & Frynta 2010), agam, leguánů a slepýšovitých (Cox et al. 2007), z hadů pak u skupin Elapidae a Colubridae (Cox et al. 2007).

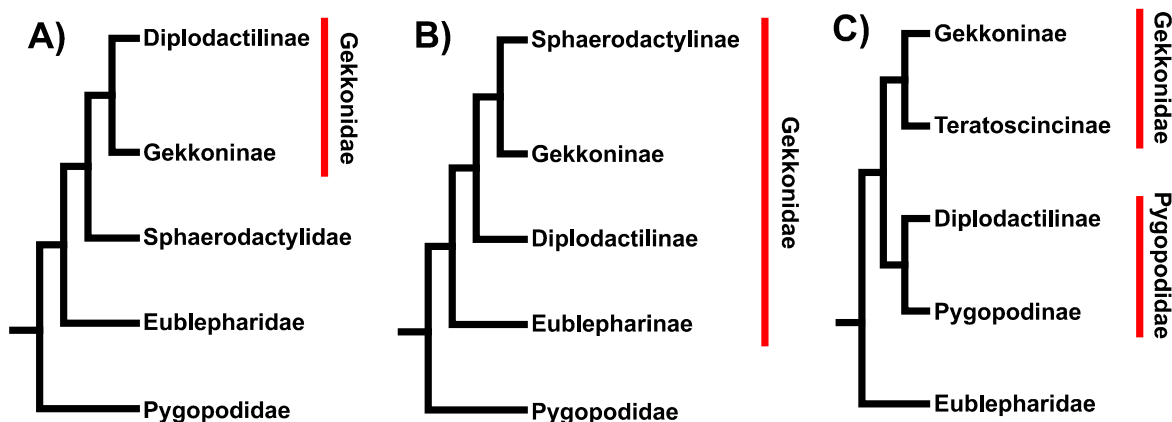
Z obojživelníků bylo Renschovo pravidlo potvrzeno u některých ocasatých, ale pouze u druhů s většími samci (Colleoni 2014). U druhů žab s většími samicemi se zdá, že by mohlo Renschovo pravidlo platit dokonce obráceně (Liao & Chen 2012).

Jeho platnost byla dále prokázána třeba u korálových (Walker & McCormick 2009) a lososovitých ryb (Young 2005).

1.5. Taxonomické zařazení skupiny Eublepharidae

Gekoni čeledi Eublepharidae jsou členy infrařádu Gekkota, jehož monofylie je podpořena mnoha morfologickými znaky (Estes *et al.* 1988) i molekulárními studiemi (Saint *et al.* 1998). Na postavení Gekkota v rámci skupiny Squamata (šupinatí) se v minulosti názory měnily. Šupinatí plazi byli tradičně děleni především dle morfologických znaků na dvě základní linie: Iguania (agamy, chameleoni a leguáni) a Scleroglossa (ostatní šupinatí plazi) (Estes *et al.* 1988). Novější molekulární studie však tento způsob dělení vyvracejí a jako bazální linii určují čeleď Dibamidae. Infrařád Gekkota se v tomto novém uspořádání odštěpuje ihned po čeledi Dibamidae a tvoří tak sesterskou skupinu všem ostatním šupinatým plazům (Vidal & Hedges 2005).

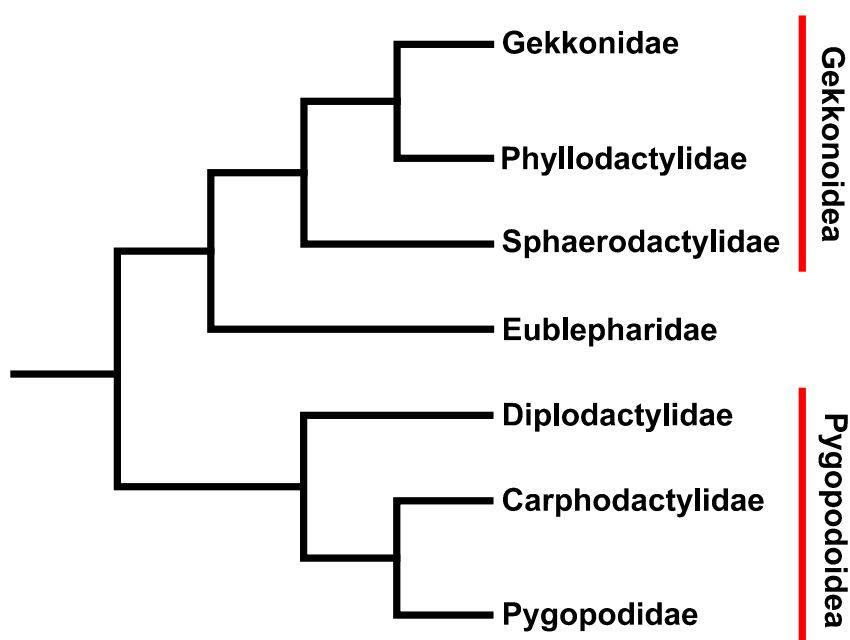
V postavení čeledi Eublepharidae vzhledem k ostatním skupinám Gekkota došlo v průběhu času též k mnohým změnám. Starší práce řešící systematiku gekonů na vyšších úrovních členily skupinu na základě morfologických znaků na tři čeledi: Eublepharidae, Sphaerodactylidae a Gekkonidae, která obsahovala podčeledi Gekkoninae a Diplodactylinae. Čeleď Eublepharidae byla považována za bazální především kvůli pravým očním víčkům a nepřítomností přísavných lamel (Underwood 1954 podle Russell & Bauer 2002). Kluge (1967) uznával pouze jedinou čeleď Gekkonidae, v níž jsou obsaženy čtyři podčeledi: Eublepharinae, Gekkoninae, Diplodactylinae a Sphaerodactylinae. V pozdější práci je již skupině Eublepharidae opět udělen status čeledi a infrařád Gekkota obsahuje tři čeledi: Eublepharidae, Gekkonidae (obsahující podčeledi Gekkoninae a nově Teratoscincinae) a Pygopodidae (obsahující podčeledi Diplodactylinae a dříve nezahrnutou Pygopodinae)



Obrázek č. 3: Porovnání starších hypotéz založených na morfologických datech: A) Underwood (1954 podle Russell & Bauer 2002); B) Kluge (1967); C) Kluge (1987).

(Kluge 1987). V obou těchto pracích si skupina Eublepharidae stále uchovává bazální umístění na kladogramu (**viz Obr. č. 3**).

Dle nejnovějších molekulárních analýz lze rozčlenit Gekkota na sedm monofyletických čeledí rozdělných do tří nadčeledí (Gamble *et al.* 2011, Pyron *et al.* 2013), což je nejlépe patrné z **obrázku č. 4**. Bázi kladogramu tvoří monofyletická nadčeleď Pygopodoidea obsahující čeledi Diplodactylidae, Carphodactylidae a Pygopodidae. Načeleď Eublepharoidea se nachází uvnitř a obsahuje samostatnou čeleď Eublepharidae. Nejodvozenější skupinou je tedy nadčeleď Gekkonoidea obsahující tři čeledi: Sphaerodactylidae a sesterské čeledi Phyllodactylidae a Gekkonidae.

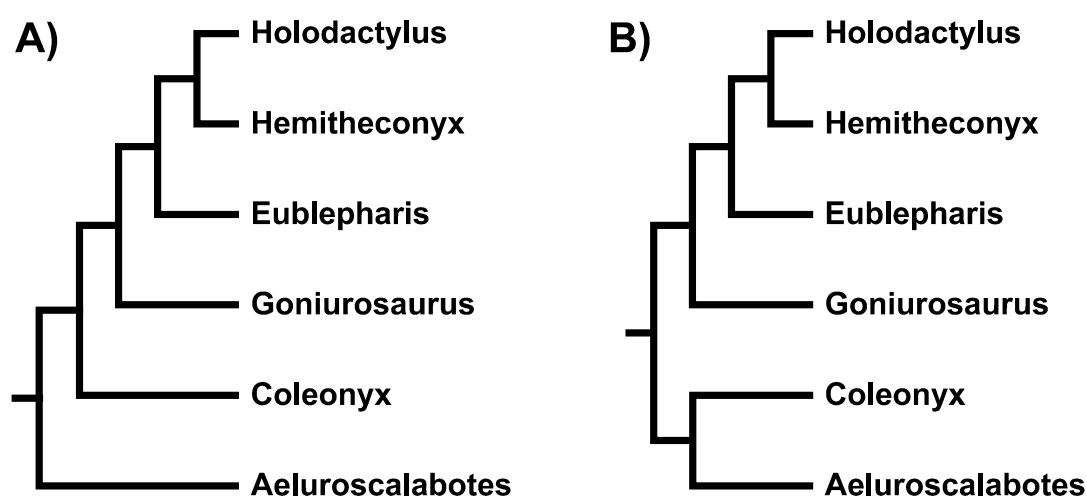


Obrázek č. 4: Kladogram ukazující současný pohled na kladistiku infrařádu Gekkota (Pyron *et al.* 2013)

1.6. Charakteristika a taxonomické členění čeledi

Eublepharidae

Zástupci čeledi Eublepharidae neboli gekončíci jsou insektivoři s téměř výhradně noční aktivitou. Sdílejí společně zdánlivě primitivní znaky gekonů, jako jsou například nesrostlá a pohyblivá oční víčka, nepřítomnost přísavných lamel či štětín (s výjimkou druhu *Aeluroscalabotes felinus* (Peattie 2008)) a kožovitý obal vajec (Kluge 1987). K dnešnímu dni rozpoznáváme 31 druhů gekončků rozdělených do šesti rodů obývajících tropické až subtropické oblasti Eurasie, Afriky a Severní až Střední Ameriky (Uetz 2014).

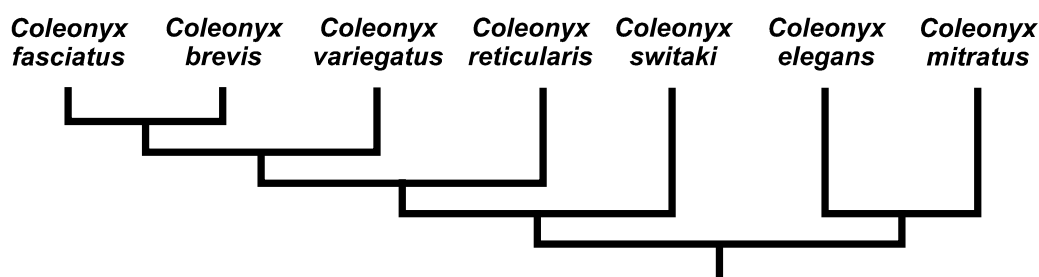


Obrázek č. 5: Porovnání dvou pohledů na taxonomii čeledi Eublepharidae: A) Na základě morfologie (Grismer 1988); B) Podle molekulárních dat (Gamble *et al.* 2012);

Jediným žijícím zástupcem rodu *Aeluroscalabotes* je *A. felinus* (gekončik kočičí). Jedná se o jediného arboreálního gekončika, morfologicky značně odlišného od ostatních druhů čeledi. Vyskytuje se v tropických lesích jihovýchodní Asie na území Indonésie, Malajsie, Singapuru, Kambodži a Thajska. Narozdíl od zbylých gekončků má *A. felinus* ovíjivý ocas, drápy uzpůsobené ke šplhání a zachovalé příchytne štětiny (Kirschner *et al.* 2005, Peattie 2008). U tohoto druhu je též přítomen nejvýraznější pohlavní dimorfismus ve velikosti těla mezi gekončiky, kdy samice je mnohem větší než samec (Kubička *et al.* 2013). Postavení rodu *Aeluroscalabotes* není dodnes naprosto jisté. Morfologické studie jej podle zmíněných znaků řadily na bázi skupiny jako jediného zástupce podčeledi Aeluroscalabotinae sesterské všem ostatním gekončikům, řazeným do podčeledi Eublepharinae (Grismer 1988). Novější molekulární studie toto postavení sice definitivně nevylučují (Jonniaux & Kumazawa 2007),

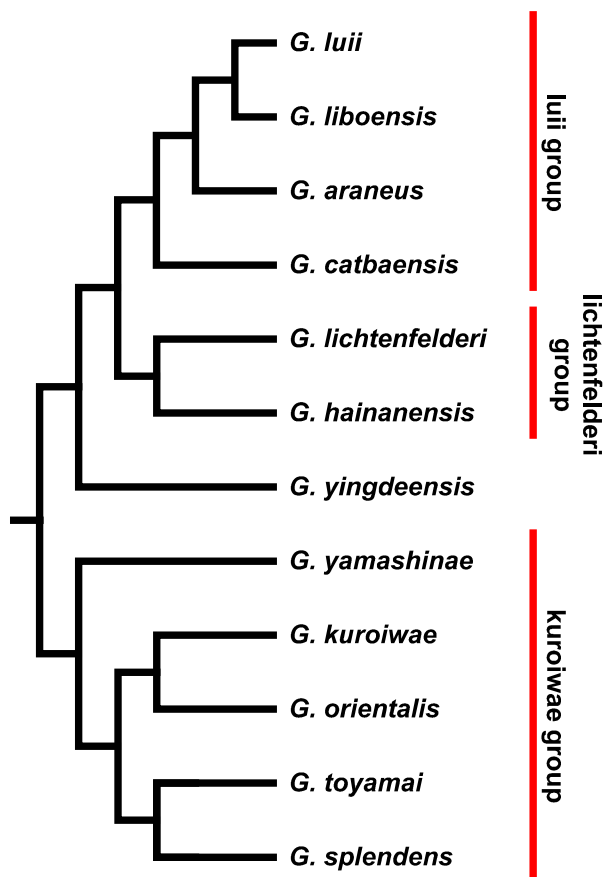
ale naznačují možnost, že na bázi sedí spolu sesterským rodem *Coleonyx* (Gamble *et al.* 2012) (**viz Obr. č. 5**).

Rod *Coleonyx* obsahuje sedm typicky terestrických druhů. Jde o jediný rod gekončíka s rozšířením v Americe, a to na území jihozápadních USA, Mexika a ostatních pevninských středoamerických států. Tento rod lze rozdělit na dvě monofyletické skupiny (Dial & Grismer 1992) (**viz Obr. č. 6**). První skupina zahrnuje jižně rozšířené druhy *C. elegans* (od jihozápadu Mexika až po severní Honduras) a *C. mitratus* (od Panamy až Guatemala). Oba tyto druhy obývají vlhké mikrohabitaty v hrabance tropického pralesa. Druhá skupina zahrnuje zbylé druhy se severnějším rozšířením a preferencí sušších lokalit. *C. switaki* obývá pouště zahrnující vyvřelé horniny podél severozápadu Kalifornského poloostrova. *C. reticulatus* se vyskytuje v několika roztroušených populacích na území Texasu a severního Mexika. Je specialistou na vlhké mikrohabitaty, štěrby ve vápencích a vyvřelých horninách, vyskytujících se uprostřed jinak aridního prostředí. *C. variegatus* je primárně pouštní druh, ale lze jej nalézt i na lokalitách jako jsou suché křoviny, otevřené písčné duny nebo aridní tropický les. Jeho areál rozšíření je zhruba shodný s hranicemi Sonorské a Mohavské pouště na jihozápadě USA a v severozápadním Mexiku. *C. brevis* taktéž obývá široké spektrum pouštních habitatů od křovin přes traviny po porosty skalnatých strání. Je rozšířen po celé ploše Čivavské pouště od jihovýchodu Nového Mexika, přes západní Texas až Mexiko. *C. fasciatus* obývá suché křovinné porosty na západním předhůří Sierra Madre Occidental od severu mexického státu Sonora po jižní Sinalou.



Obrázek č. 6: Kladogram ukazující vzájemné vztahy mezi jednotlivými druhy rodu *Coleonyx*. (Dial & Grismer 1992).

Rod *Goniurosaurus* zahrnuje 14 druhů gekončíků s rozšířením v jihovýchodní Asii. Lze jej rozdělit na tři pravděpodobně monofyletické skupiny: *kuroiwae* group, *lichtenfelderi* group a *luii* group (Grismer *et al.* 1999). *Kuroiwae* group zahrnuje pět druhů s rozšířením na japonských ostrovech: *G. yamashinae* (Kumedžima), *G. orientalis* (Akadžima, Iedžima, Tokašikidžima, Tonakidžima), *G. kuroiwae* (Okinawadžima, Kouridžima, Sesokodžima),



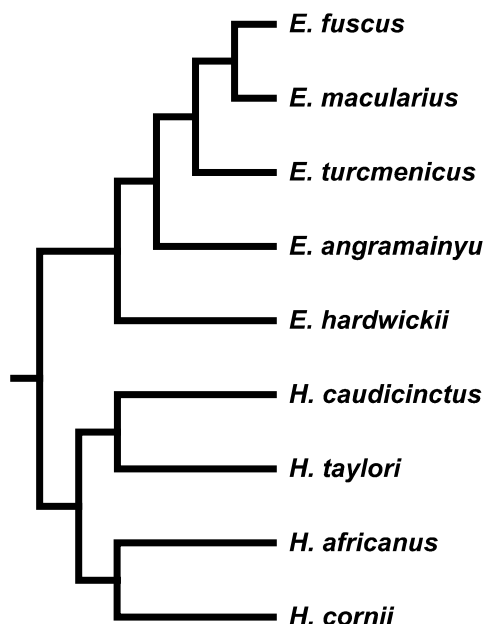
Obrázek č. 7: Kladogram ukazující vzájemné vztahy mezi jednotlivými druhy rodu *Goniurosaurus*. (Wang *et al.* 2013, Grismer *et al.* 1994). *G. huuliensis* a *G. bawanglingensis* byli vzhledem ke svému nejasnému postavení vynecháni.

G. toyamai (Ihejadžima) a *G. splendens* (Tokunošima) (Grismer *et al.* 1994). Všechny tyto druhy obývají lesy poblíž potoků a říček, často poblíž vápencových útvarů a jeskyní. Původně byly všechny řazeny jako poddruhy *G. kuroiwae*, nyní má však každý status samostatného druhu (Grismer *et al.* 1999). Fylogenetické vztahy v rámci kuroiwae group nejlépe dokumentuje kladogram na **obrázku č. 7**. Další skupinou je tzv. lichtenfelderi group obsahující dva druhy: *G. lichtenfelderi*, s výskytem na ostrově Hainan, na území čínské provincie Guanxi a severovýchodního Vietnamu, a *G. hainanensis*, který je endemitem ostrova Hainan. Oba druhy obývají vlhké habitaty tropického pralesa. *Luei* group obsahuje šest druhů s areálem v jihovýchodní Číně a severovýchodním Vietnamu: *G. luei*, *G. liboensis*, *G. araneus* a *G. catbaensis*. Postavení *G. huuliensis* a *G. bawanglingensis* vzhledem k ostatním druhům je zatím nejisté,

avšak vzhledem k morfologickým znakům je pravděpodobné, že též spadají do této skupiny. *G. yingdeensis* byl zpočátku rovněž řazen do luei group, avšak recentní molekulární studie ukazují, že jde o druh pravděpodobně sesterský celému kladu luei group + lichtenfelderi group (Wang *et al.* 2013) (**viz Obr. č. 7**).

Do rodu *Eublepharis* se řadí pět druhů gekončků (**viz Obr. 8**) s výskytem v Asii od jihovýchodního Turecka po západní Indii. *E. hardwickii* obývající vlhké habitaty v lesích a křovinách západní Indie je sesterský všem ostatním druhům rodu. Areál výskytu *E. angramainyu* zahrnuje stepní habitaty od jihovýchodního Turecka přes severovýchod Sýrie a Iráku po jihovýchodní Irán. *E. turcmenicus* obývá habitaty horských a kamenitých stepí v pohraničí Iránu a Turkmenistánu. Asi nejznámějším gekončkem je *E. macularius* neboli gekonček noční. Je obyvatelem širokého spektra stepních habitatů (od nížin po vysokohorské stepi)

v jihovýchodním Afghánistánu, Pákistánu a severozápadní Indii. S celkovou délkou těla a ocasu přes 30 cm je *E. fuscus* největším gekončkem vůbec (Kirschner *et al.* 2005). Vyskytuje se v západní Indii v křovinných stepích, polopouštích a suchých lesích.



Obrázek č. 8: Kladogram ukazující vzájemné vztahy mezi jednotlivými druhy rodů *Eublepharis*, *Hemitheconyx* a *Holodactylus* (Gamble *et al.* 2012, Grismer 1991).

Rod *Hemitheconyx* obsahuje pouze dva druhy (viz Obr. č. 8) (Grismer 1988): *H. caudicinctus*, jenž je rozšířený ve všech typech savan od Nigérie po západní pobřeží Afriky, na severu je jeho areál ohraničen Saharou, a *H. taylori*, obývající suché kamenité savany Somálska.

Do rodu *Holodactylus* jsou též řazeny jen dva druhy (viz Obr. č. 8) obývající suché savany a polopouště východní Afriky (Grismer 1988): *H. africanus*, jehož lze nalézt ostrůvkovitě rozšířeného po celém území afrického rohu obvykle poblíž termištů, na jejichž obyvatele se potravně specializuje, a *H. cornii*, který je endemický v Somálsku.

Celá čeleď *Eublepharidae* vykazuje velkou variabilitu ve velikosti a směru SSD a komplexitě samčího prekopulačního chování, což z ní činí ideální skupinu pro studium pohlavního dimorfismu. V této práci jsem se zaměřil především na souvislost SSD s přítomností dvou výrazných prvků samčího chování: vibrace ocasem během námluv a soubojů mezi samci. Výrazný vliv selekce na plodnost zde není předpokládán, neboť gekončici mají konstantní počet vajec ve snůšce, tj. kladou téměř vždy dvě vejce (Kratochvíl & Kubička 2007). Též nepředpokládám výrazný vliv samičí volby, neboť samice se v reprodukčním období zřejmě páří nezávisle na velikosti samce. (Zelená *et al.* nepublikovaná data v Kratochvíl & Frynta 2007).

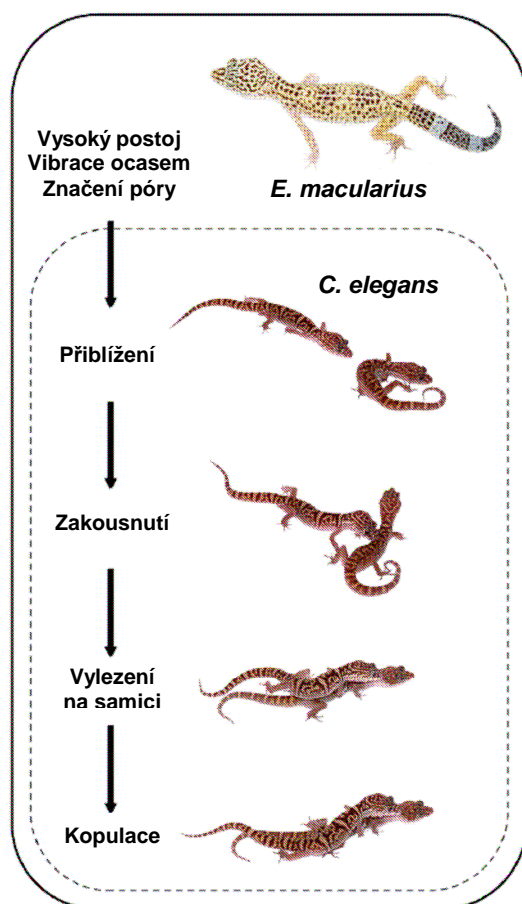
Větší samice lze nalézt u gekončika kočičího (*Aeluroscalabotes felinus*), u obou druhů rodu *Holodactylus*, pravděpodobně u celého rodu *Goniurosaurus* a většiny druhů rodu *Coleonyx* (mimo druhy *C. elegans* a *C. mitratus*). Větší samce má naopak celý rod

Eublepharis, oba druhy rodu *Hemitheconyx* a z rodu *Coleonyx* druhy *C. elegans* a *C. mitratus* (Kratochvíl & Frynta 2002, Kirschner *et al.* 2005).

Velmi výrazným prvkem samčího sexuálního chování u některých druhů gekončků je vibrace ocasem. Jde o značně specifické rychlé kmitání ocasem, které je často doprovázeno zvukem a vířením substrátu (viz kapitola 1.6. Prvky sexuálního a agresivního chování gekončika nočního). Ačkoliv nebylo zatím nic prokázáno, panuje názor, že vibrace ocasem pravděpodobně zvyšuje úspěch samce (nepublikovaná data v Crews *et al.* 1996). Přítomnost vibrace ocasem během námluv je u gekončků nejspíše ancestrální, avšak u některých druhů došlo spolu se zjednodušením námluv k jejímu vymizení (viz Obr. č. 10), což by mohlo mít souvislost se směrem SSD. Příkladem mohou být samci gekončika *C. elegans*, kteří vypouštějí v podstatě celou fázi námluv a přistupují rovnou

k zakousnutí se do kůže samice, vylezení na ni a následnému páření (Golinski *et al.* 2011). To je v přímém kontrastu k druhům s komplexními námluvami, např. gekončika nočního (*E. macularius*), kde samci předvádějí řadu výrazných prekopulačních prvků chování, kromě již zmíněné vibrace ocasem např. vysoký postoj či značení prekloakálními póry (viz Obr. č. 9).

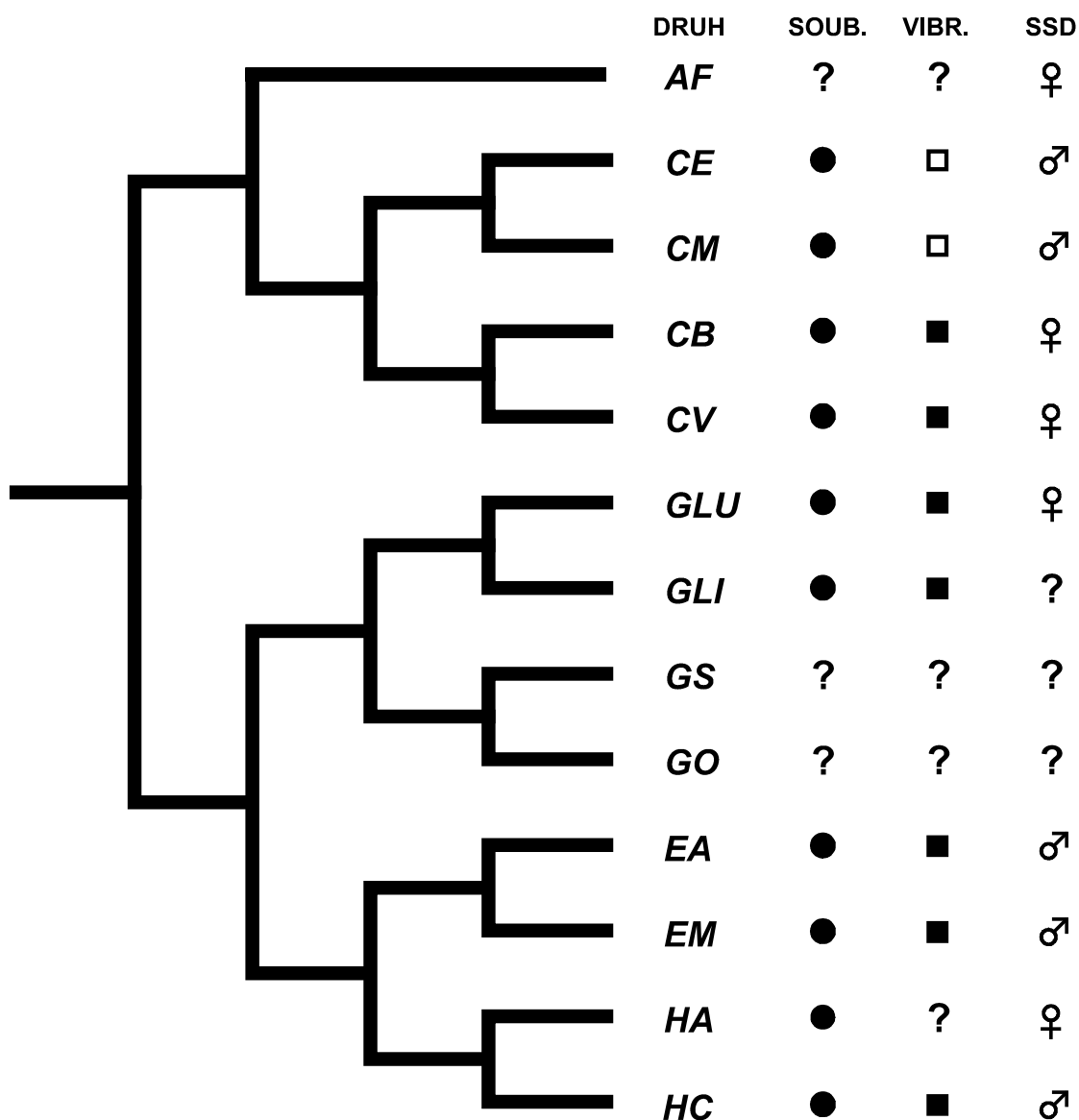
Též se předpokládalo, že se jednotlivé druhy liší ve výskytu samčích soubojů. Přítomnost soubojů byla potvrzena u většiny druhů. Souboje nebyly nikdy pozorovány u rodu *Aeluroscalabotes*, rodu *Holodactylus* a u kuroiwae group v rámci rodu *Goniurosaurus*. (Tanaka & Nishihira 1987, Kratochvíl & Frynta 2002). Již dříve však byly souboje nalezeny u druhů považovaných do té doby za neagresivní jako např. *C. variegatus* a *C. brevis* (Dial 1978, Greenberg 1943, Kratochvíl & Frynta 2002). Možná souvislost mezi přítomností soubojů a SSD je jistě zřejmá. U agresivních druhů by mělo docházet zároveň i k výskytu



Obrázek č. 9: Schéma znázorňující rozdíl v samčím sexuálním chování mezi druhem s přítomností komplexních námluv (*E. macularius*) a druhem u kterého zanikly (*C. elegans*). Modifikováno z Golinski *et al.* (2011).

větších samců, kteří budou mít pochopitelnou výhodu při soubojích, zatímco u neagresivních by samci neměli mít důvod zvětšovat svou tělesnou velikost a větším pohlavím by zde tedy měly být samice. Je pravda, že souboje nebyly zatím pozorovány právě u druhů s většími samicemi, avšak ne u všech. Například druhy *G. luii*, *C.variegatus* a *C. brevis* vykazují přítomnost samčích soubojů a zároveň také větších samic (**viz. Obr. č. 10**), což ukazuje, že přítomnost či nepřítomnost samčích soubojů nebude u gekončků hlavní příčinou variability v SSD (Kratochvíl & Frynta 2002).

Podle dosavadních studií (Kratochvíl & Frynta 2002) se zdá, že variabilitu v SSD u gekončků lze nejlépe vysvětlit variabilitou ve velikosti těla jednotlivých druhů, tedy podle Renschova pravidla - větší druhy tíhnou spíše k tomu mít větší samce, zatímco menší druhy větší samice.



Obrázek č. 10: Kladogram ukazující doposud známé skutečnosti o druzích zkoumaných v této diplomové práci. Plný kroužek značí přítomnost samčích soubojů u daného druhu, prázdný naopak jejich nepřítomnost. Plný čtvereček ukazuje na výskyt vibrace, prázdný pak její absenci. Znakem pro samici jsou označeny druhy s většími samicemi, znaky pro samce naopak ty s většími samci. Otazníkem jsou označeny doposud neznámé skutečnosti. Modifikováno z Kratochvíl & Frynta (2002). Doplněno o údaje z Kratochvíl & Frynta (2007), Golinski *et al.* (2011), Kubička *et al.* (2013). Kladogram převzat z Gamble *et al.* (2012).

1.6. Prvky sexuálního a agresivního chování gekončíka nočního

Gekončík noční (*Eublepharis macularius*) má jedno z nejlépe prostudovaných agresivních a sexuálních chování a zřejmě také jedny z nejkompexnějších námluv mezi gekončíky (Kratochvíl & Frynta 2007), proto je zde uvedeno jako vzorové.

Olizování (*licking*) - V přítomnosti nového podnětu si začne jedinec typicky olizovat čelisti, substrát či vzduch. Díky dobře vyvinutému vomeronasálnímu orgánu tím může získat mnoho chemických informací, bylo např. dokázáno, že samec dokáže rozpoznat chemické signály samice (Mason & Gutzke 1990). Jde o nespecifický prvek chování, vykazovaný nezávisle na pohlaví v rámci sexuálních, teritoriálních i potravních interakcí.

Vyvýšený postoj (*high posture*) - Jedinec stojí rozkročený, trup má napjatý často s vyklenutým hřbetem a nedotýká se substrátu. Tento prvek se velmi často objevuje v rámci agonistických interakcí, lze jej však pozorovat i jako reakci na sexuální objekt či predátora.

Vibrace ocasu (*tail vibration*) - Jedinec velmi rychle pohybuje koncem ocasu, což většinou doprovází zvukový efekt a víření substrátu. U gekončíka nočního provádí vibraci ocasu jen samec v přítomnosti sexuálního objektu. Vibraci lze dobře odlišit od jiných pohybů ocasu vykazovaných při agresi či strachu.

Značení póry (*scent marking*) - Samec vykonává specifické klouzavé projevy a tře se pánevní oblastí o podklad, čímž rozstírá sekret, jež se tvoří v prekloakálních pórech. Tento prvek často předchází sexuálními interakcím, ale lze jej pozorovat i jako značení teritoria v reakci na jiného samce či na změnu prostředí. Samice *E. macularius* mají také vyvinuté prekloakální póry, avšak ne tak zřetelné a nikdy v nich netvoří sekret, tento prvek chování u nich tedy pozorovat nelze.

Zakousnutí do kůže samice (*body grip*) - Samec se relativně jemně zakousne do kůže samice, obvykle v okolí krku, avšak často lze pozorovat také zakousnutí do jiných částí trupu či ocasu. Po úspěšném zakousnutí začne samec provádět trhavé pohyby, na což samice reaguje buď receptivně, tj. ztuhne na místě a zdvihne ocas, nebo nereceptivně, tj. pokusí se samci vysmeknout, popř. na něj dokonce zaútočit. V případě receptivní odezvy samice se samec pokusí dostat do vhodné polohy pro započetí kopulace, přičemž klíčové je zakousnutí

do krku. Pokud se samec napoprvé zakousl jinam, „doručuje“ pomocí série krátkých zakousnutí až ke krku, přičemž se snaží neztrácet kontakt se samicí.

Vylezení na samici (*mounting*) - Samec vyleze na samici a pokusí se zaujmout vhodnou polohu pro kopulaci, přičemž stále zůstává zakousnutý do krku samice. Samec se postaví do paralelní pozice se samicí, přičemž jednu nohu pokládá seshora na pánev samice, načež samice zpravidla reaguje zdvižením ocasu a umožněním kopulace.

Kopulace (*copulation*) - Samec jedním ze svých dvou erektálních hemipenisů pronikne do kloaky samice a celá dvojice zůstane cca 2 minuty nehybná. Po skončení kopulace se pár rozchází a samec si jazykem očistí pohlavní orgány.

Útok (*attack*) - Samec se prudkým výpadem pokusí zakousnout do těla druhého samce, způsobit mu zranění či jej dokonce usmrtit.

2. METODIKA

Pro zjištění jednotlivých prvků chování byly prováděny behaviorální testy v podobě interakcí samec-samec a samec-samice. Pro určení směru SSD byla jakožto vypovídající veličina použita vzdálenost mezi koncem čenichu a kloakou dospělých jedinců.

Do experimentu byli zařazeni výhradně dospělí jedinci, a to z odchovu v zajetí i z odchytů ve volné přírodě. Všichni experimentální jedinci byli drženi v teráriích o rozměrech 15x15x45 cm až 60x30x45 cm s vhodnými úkryty a substrátem ze směsi písku a lignocelu, přičemž velikost terária a poměr písku/lignocelu v substrátu byly určeny dle specifických požadavků daného druhu. Ubikace byly umístěny místnosti s dvanáctihodinovým cyklem světla/tmy, centrálně vytápěné na teplotu 25 – 27 °C, blízké optimální tělesné teplotě gekončků (Dial & Grismer 1992). Terária s druhy vyžadujícími vyšší teploty, tj. *Holodactylus africanus*, *Coleonyx variegatus* a *Eublepharis angramainyu* byla vybavena přídatným topným kabelem. Voda a potrava (cvrčci obaleni ve vitaminovém prášku Roboran H, popř. u větších druhů myši holata) byla dávkována v přiměřených dávkách. Do vody byl přidáván vápník, který byl jednou za 14 dní nahrazen vodou obohacenou o vitamíny A, D₃ a E (Combinal). Před započítáním behaviorálních experimentů byl každý jedinec držen minimálně 1 měsíc odděleně od ostatních jedinců.

Pro zjištění typu SSD byla všem jedincům za pomoci digitálního posuvného měřítka změřena vzdálenost mezi koncem čenichu a kloakou dále jen SVL (snout-vent length) a zanesena do tabulky. Pro druhy *C. elegans*, *C. mitratus*, *C. variegatus*, *C. brevis*, *G. luei*, *E. angramainyu*, *E. macularius*, *H. caudicinctus* a *H. africanus* byla použita měření z Kratochvíl & Frynta (2002). Pro druh *A. felinus* byla použita data z Kubička *et al.* (2013). Pro odfiltrování vlivu neznámého stáří některých jedinců a asymptotického růstu byla jakožto vypovídající proměnná použita maximální hodnota SVL daného druhu (Kratochvíl & Frynta 2002).

Behaviorální testování bylo prováděno v chovech po zhasnutí světel v období roku, kdy byla předpokládána největší sexuální, popř. teritoriální aktivita daného druhu. K záznamu interakcí byla použita kamera s nočním režimem, jenž nevyžadoval žádné přídatné osvětlení, čímž se anulovala možnost rušení nočních druhů světlem. Pro minimalizaci případného teplotního stresu byla aréna vytápěna na stejnou teplotu jako domovské ubikace jedinců. Aby se co nejvíce snížila možnost rušení interakce vnějšími vlivy, byl celý průběh interakce

sledován z vedlejší místnosti za pomoci obrazovky připojené ke kameře. Při obou typech interakcí byla kamera pomocí stativu umístěna cca 0,5 metru nad arénou, čímž poskytovala celkový pohled shora, který naprosto dostačuje pro vyhodnocení většiny behaviorálních interakcí. Průběhy interakcí byly stručně zaznamenávány, pro usnadnění pozdějšího vyhodnocování ze záznamu.

Sexuální interakce byly realizovány v aréně, kterou představovalo domovské terárium samice. Důvodem byla snaha maximalizovat přítomnost receptivního chování samice, které by mohlo být potlačeno stresem z nového prostředí. Výjimku představovali druhy *Coleonyx mitratus*, kde byla sexuální interakce natáčena v neutrální aréně, a *Hemitheconyx caudicinctus*, kde se natáčelo v domovském teráriu samce. Důvodem bylo, že u těchto druhů jsou samice chovány po skupinách a nebyla možnost každou oddělit do samostatného terária. Z terária byly cca jednu hodinu před samotnou interakcí odstraněny všechny úkryty a popř. i další objekty, jež by mohly komplikovat kontakt samce se samicí. Pouze u druhu *A. felinus* byly v teráriu ponechány větve určené ke šplhu s ohledem na jeho arborikolní způsob života. Celé terárium bylo poté přeneseno na předem připravené místo s kamerou. Pro usnadnění pozdější orientace v záznamech bylo po zapnutí kamery nejprve natočeno několik sekund pohledu na tabuli s klíčovými údaji o dané interakci, tj. datum, pořadí interakce v tomto datu a kódové označení momentálně sledovaných jedinců. Poté byl do terária přidán samec, již dříve přinesený v plastové krabici. Čas stanovený na jednu interakci byl 20 minut, avšak tato doba byla dle potřeby zkracována či prodlužována v závislosti na průběhu interakce. Ke zkrácení se přistoupilo v případech, došlo-li např. k úspěšnému páření nebo k opakovanému agresivnímu odmítnutí samce samicí. Naopak prodloužena byla doba interakce např. v případech, kdy ani po uplynulých 20 minutách nedošlo ke kontaktu samce se samicí, popř. v situaci, kdy se objevily známky sexuálního chování, avšak nedospěly ke svému konci v podobě páření či odmítnutí samce samicí. Po skončení natáčení byl samec odchycen a vrácen do svého terária. Terárium samice bylo navraceno do původního stavu a přeneseno zpět na své místo v chovech.

Agonistické interakce se odehrávaly v neutrální aréně. Důvodem byla snaha dosáhnout co možná největší rovnováhy motivací mezi oběma jedinci. Ze stejného důvodu byli do jedné interakce vždy zahrnuti jedinci váhově a velikostně si co nejpodobnější. Arénu představovalo terárium bez horního skla, se zabudovanou posuvnou přepážkou uprostřed, kterou bylo možno zdvihnout pomocí ocelového lanka z vedlejší místnosti. Dno arény bylo pokryto

filtračním papírem, který se po každé interakci měnil za čistý, aby bylo zamezeno přenosu pachových stop mezi jednotlivými interakcemi. Z téhož důvodu se aréna po každé interakci desinfikovala pomocí papírové utěrky namočené v lihu. Zkoumaní jedinci byli vloženi každý do jedné z polovin arény oddělených od sebe spuštěnou přepážkou. Poté byla zapnuta kamera, na kterou bylo stejně jako v předchozím případě nejprve nahráno pár sekund pohledu na tabuli s klíčovými údaji. Poté bylo odpočítáno pět minut, během nichž měli jedinci možnost seznámit se s novým prostředím bez vzájemné konfrontace. Po uplynutí této doby byla přepážka zdvižena, díky čemuž měli oba jedinci možnost kontaktu. Čas určený na interakci byl 15 minut, což se ukázalo ve většině případů dostatečné. Interakce byla předčasně přerušena v případě, že hrozilo zranění jedinců. Naopak k prodloužení došlo tehdy, pokud ani po uplynutí stanovené doby nedošlo ke kontaktu mezi oběma jedinci. Po skončení natáčení byli oba jedinci odchyceni a navráceni zpět do svých terárií.

Všechna natočená videa byla posléze zhlédnuta a do připravené tabulky byla za pomoci binárních znaků zaznamenávána přítomnost či nepřítomnost daného prvku chování pro každého jedince při konkrétním natáčení. Důraz byl kladen především na přítomnost soubojů a vibrace, ale zaznamenávány byly i další méně specifické prvky chování (viz kapitola 1.6. Prvky sexuálního a agresivního chování gekončíka nočního).

3. VÝSLEDKY

3.1. Výsledky měření a pokusů

Při vyhodnocování měření a interakcí bylo pro jednotlivé zkoumané druhy dosaženo následujících výsledků (viz tabulky na Obr. č. 11 a Obr. č. 12).

| Zkoumaný druh | Celkový počet jedinců | Počet samic | Počet samců | Maximální SVL samice (mm) | Maximální SVL samce (mm) |
|--------------------------|-----------------------|-------------|-------------|---------------------------|--------------------------|
| <i>A. felinus</i> | 36 | 15 | 21 | 112,37 | 93,74 |
| <i>C. elegans</i> | 145 | 66 | 79 | 83,13 | 87,51 |
| <i>C. mitratus</i> | 165 | 90 | 75 | 78,80 | 88,14 |
| <i>C. brevis</i> | 59 | 30 | 29 | 57,34 | 55,46 |
| <i>C. variegatus</i> | 34 | 14 | 20 | 68,07 | 63,64 |
| <i>G. luisi</i> | 54 | 32 | 22 | 117,84 | 115,70 |
| <i>G. lichtenfelderi</i> | 37 | 26 | 11 | 98,86 | 96,44 |
| <i>G. splendens</i> | 25 | 16 | 9 | 83,85 | 75,98 |
| <i>G. orientalis</i> | 7 | 4 | 3 | 86,52 | 78,19 |
| <i>E. angramainyu</i> | 18 | 8 | 10 | 153,67 | 155,60 |
| <i>E. macularius</i> | 422 | 358 | 64 | 116,83 | 127,82 |
| <i>H. africanus</i> | 144 | 73 | 71 | 74,72 | 69,67 |
| <i>H. caudicinctus</i> | 161 | 119 | 42 | 120,25 | 138,79 |

Obrázek č. 11: Tabulka dokumentující počet měřených jedinců zkoumaných druhů a maximální naměřené hodnoty SVL.

| Zkoumaný druh | Interakce samec-samec | Souboje | Interakce samec-samice | Vibrace | Zakousnutí | Kopulace |
|--------------------------|-----------------------|---------|------------------------|---------|------------|----------|
| <i>A. felinus</i> | 4 (8) | 3 | 10 (10) | 0 | 10 | 10 |
| <i>C. mitratus</i> | 3 (6) | 1 | 6 (6) | 0 | 6 | 5 |
| <i>C. variegatus</i> | 4 (8) | 4 | 9 (9) | 1 | 4 | 0 |
| <i>G. luisi</i> | 4 (8) | 0 | 8 (8) | 2 | 0 | 0 |
| <i>G. lichtenfelderi</i> | 6 (8) | 8 | 8 (8) | 8 | 8 | 8 |
| <i>G. splendens</i> | 5 (10) | 10 | 15 (15) | 0 | 15 | 13 |
| <i>G. orientalis</i> | 3 (6) | 2 | 4 (4) | 0 | 4 | 4 |
| <i>E. angramainyu</i> | - | - | 11 (11) | 10 | 10 | 3 |
| <i>H. africanus</i> | 4 (8) | 8 | 5 (5) | 0 | 4 | 3 |
| <i>H. caudicinctus</i> | - | - | 6 (6) | 6 | 6 | 0 |

Obrázek č. 12: Tabulka dokumentující počet interakcí typu samec-samec a samec-samice a zároveň počet pozorovaných prvků chování v průběhu daných interakcí. V závorce je uveden počet sledovaných jedinců v rámci těchto interakcí.

Aeluroscalabotes felinus

Maximální naměřená hodnota SVL zde činila 91,6 mm pro samce a 114,9 mm pro samice, což potvrzuje přítomnost výrazného SSD směrem k samicím.

Byly natočeny čtyři interakce samec-samec po dvou jedincích tohoto druhu. Byla prokázána přítomnost samčích soubojů - tři z osmi zkoumaných samců zaútočili na svého soka.

Vibrace ocasem nebyla u tohoto druhu potvrzena - ani jediný z deseti zkoumaných samců při interakci se samicí nevibroval. Přitom ve všech deseti případech došlo k zakousnutí do kůže samice i následné kopulaci.

Coleonyx elegans

Hodnota SVL pro největšího změřeného samce tohoto druhu činila 107,7 mm, pro největší samice pak 91,2 mm. *C. elegans* byl tedy vyhodnocen jako druh s většími samci.

Pro tento druh nebylo prováděno behaviorální testování, avšak přítomnost samčích soubojů i nepřítomnost vibrace byla již dříve prokázána (Kratochvíl & Frynta 2002, Golinski *et al.* 2011). Byl tedy označen za agresivní bez přítomnosti vibrace.

Coleonyx mitratus

U tohoto druhu činila nejvyšší změřená hodnota SVL 96,1 mm pro samce a 86,9 mm pro samici. Jde tedy evidentně o druh s většími samicemi.

Byly natočeny tři interakce samec-samec. Pouze jeden ze šesti zkoumaných samců zaútočil na svého soka. U tohoto druhu byla navíc přítomnost samčích soubojů potvrzena již dříve (Kratochvíl & Frynta 2002). Lze jej tedy označit za agresivní.

U žádného z šesti zkoumaných samců nebyla pozorována přítomnost vibrace. Přitom ve všech šesti případech došlo k zakousnutí se do těla samice, z toho pět interakcí bylo zakončeno kopulací.

Coleonyx brevis

Největší naměřené SVL u gekončíka *C. brevis* měly hodnoty 62 mm pro samce a 66,6 mm u samic. Je tedy zřejmé, že jde o druh s většími samicemi.

Pro tento druh nebylo provedeno behaviorální testování. Přítomnost samčích soubojů a vibrace však byla u tohoto druhu pozorována již dříve (Kratochvíl & Frynta 2002, Kratochvíl & Frynta 2007). Byl tedy označen za agresivní s vibrací.

Coleonyx variegatus

U největšího změřeného samce *C. variegatus* byla hodnota SVL rovna 66,6 mm, u největší samice pak 69 mm. Z toho vyplývá, že jde o druh s většími samicemi.

Byly natočeny čtyři interakce po dvou jedincích. Čtyři z osmi zkoumaných samců napadli svého soka. Status tohoto druhu byl tedy vyhodnocen jako agresivní.

Pouze u jednoho z devíti zkoumaných samců byla pozorována vibrace ocasem. Samci nejevili o samice přílišný zájem - došlo ke čtyřem zakousnutím se do kůže samice, přičemž žádná interakce neskočila kopulací.

Goniurosaurus luei

U tohoto druhu měly největší změřené SVL hodnoty 117,13 mm u samců a 122,8 mm u samic. *G. luei* byl tedy vyhodnocen jako druh s většími samicemi.

Žádný z osmi pozorovaných samců neprojevil v průběhu čtyř zaznamenaných interakcí známky agresivity proti svému sokovi. Samčí agrese byla však u tohoto druhu potvrzena již dříve (Kratochvíl & Frynta 2002) a tak byl i přesto označen za agresivní.

Pouze dva z osmi samců v přítomnosti samice vibrovali, přičemž nedošlo ani k jedinému pokusu o zakousnutí se do kůže samice.

Goniurosaurus lichtenfelderi

Maximální naměřená hodnota SVL činila u *G. lichtenfelderi* 99,21 mm pro samce a 99,25 mm pro samice, což z něj činí patrně monomorfní druh gekončíka.

Sedm z osmi pozorovaných samců zaútočilo v rámci čtyř natočených interakcí na svého soka. Tento druh byl tedy označen za agresivní.

Všichni pozorovaní samci během interakce se samicí vibrovali. Ve všech těchto případech došlo k zakousnutí se do těla samice a následné kopulaci.

Goniurosaurus splendens

U největšího změřeného samce gekončíka *G. splendens* měla SVL hodnotu rovnou 76,7 mm, u největší samice pak 88 mm. Byl tedy vyhodnocen jako druh s většími samicemi.

Přítomnost samčích soubojů byla u tohoto druhu jasně prokázána - deset z deseti pozorovaných samců zaútočilo na svého soka v rámci pěti interakcí zaznamenaných v sezóně. Během interakcí zaznamenaných mimo sezónu páření nedošlo k žádným projevům vzájemné agrese mezi samci.

Žádný z patnácti sledovaných samců nevykázal přítomnost vibrace, přičemž ve všech případech došlo k zakousnutí se do kůže samice a pouze ve dvou z patnácti interakcí nedošlo ke kopulaci.

Goniurosaurus orientalis

Nejvyšší naměřené hodnoty SVL činily u tohoto druhu 78,5 mm pro samce a 87,43 mm pro samice, z čehož vyplývá že jde o druh s většími samicemi.

Dva z šesti zkoumaných samců zaútočili v průběhu tří zaznamenaných interakcí na svého soka. Status tohoto druhu byl tedy jasně vyhodnocen jako agresivní. Během interakcí zaznamenaných mimo sezónu páření neprojevil žádný samec známky agresivity vůči ostatním samcům.

Ani jeden ze čtyř pozorovaných samců během experimentu nevibroval, přičemž všechny čtyři interakce se samicí skončily kopulací.

Eublepharis angramainyu

Hodnoty SVL pro největší změřené jedince jednotlivých pohlaví byly u gekončíka *E. angramainyu* rovny 170 mm pro samce a 156,4 mm pro samice. Lze jej tedy vyhodnotit jako druh s většími samci.

Pro tento druh nebylo provedeno behaviorální testování interakcí samec-samec. Přítomnost samčích soubojů byla však u tohoto druhu potvrzena již dříve (Kratochvíl & Frynta 2002). Byl tedy vyhodnocen jako agresivní.

Deset z jedenácti samců během interakce se samicí vibrovalo ocasem. Ve všech těchto deseti interakcích došlo k zakousnutí se do kůže samice, avšak z toho pouze ke třem kopulacím.

Eublepharis macularius

U největšího změřeného samce druhu *E. macularius* měla SVL hodnotu rovnou 137,85 mm, u největší změřené samice pak 128,7 mm. Byla tedy potvrzena skutečnost, že jde o druh s většími samci.

Pro tento druh nebylo prováděno behaviorální testování - přítomnost samčích soubojů byla u tohoto druhu v minulosti již prokázána, stejně tak i přítomnost vibrace (Kratochvíl & Frynta 2002, Golinski *et al.* 2011). Jeho status byl tedy vyhodnocen jako agresivní s vibrujícími samci.

Holodactylus africanus

Nejvyšší naměřené hodnoty SVL pro tento druh činili 73,5 mm pro samce a 78,6 mm pro samice. Jde tedy o druh s většími samicemi

Osm z osmi sledovaných samců napadlo v rámci čtyř zaznamenaných interakcí svého soka. Tento druh byl tedy označen za agresivní.

Žádný z pěti pozorovaných samců během interakce se samicí nevibroval, přičemž ve čtyřech případech došlo k zakousnutí se do kůže samice, z čehož byly tři zakončeny kopulací.

Hemitheconyx caudicinctus

Maximální změřené SVL pro samce toho druhu měli hodnotu 144,5 mm a pro samice pak 128,4 mm. *H. caudicinctus* byl tedy vyhodnocen jako druh s většími samci.

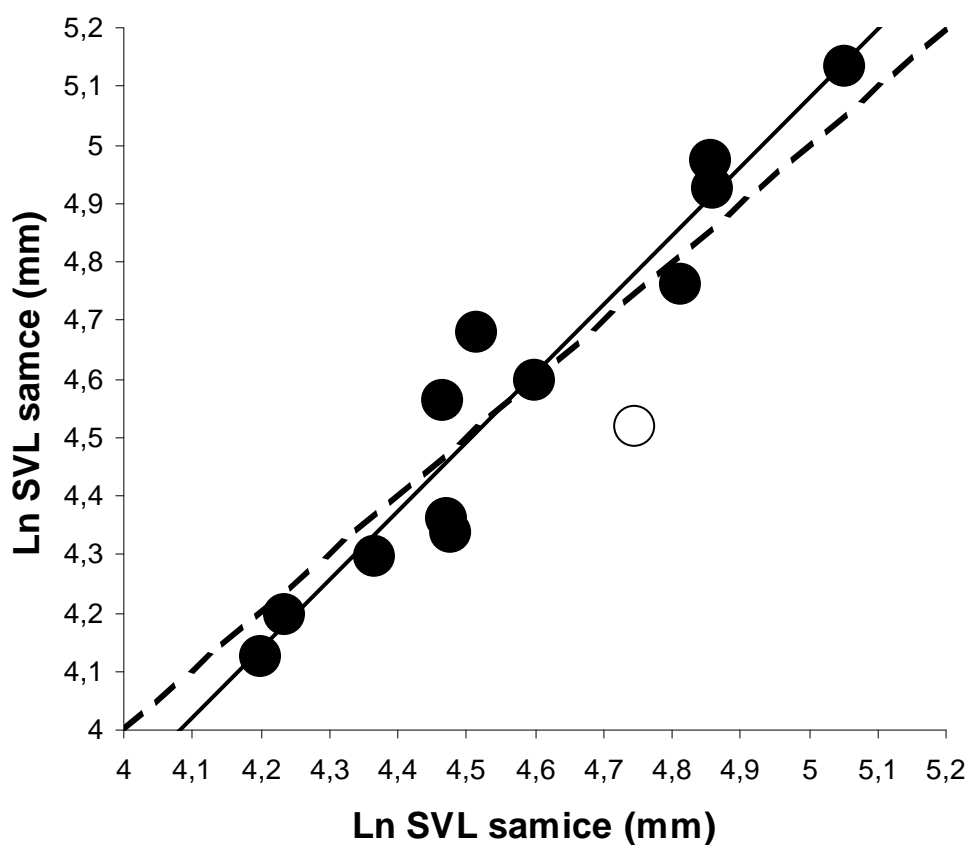
Pro tento druh nebylo provedeno behaviorální testování interakcí samec-samec, neboť u tohoto druhu byla přítomnost samčích soubojů již jasně prokázána (Kratochvíl & Frynta 2002). Byl tedy označen za agresivní.

Všech šest pozorovaných samců během interakce se samicí vibrovalo a zakouslo se do kůže samice. Žádná z těchto interakcí však nebyla zakončena kopulací.

3.2. Renschovo pravidlo

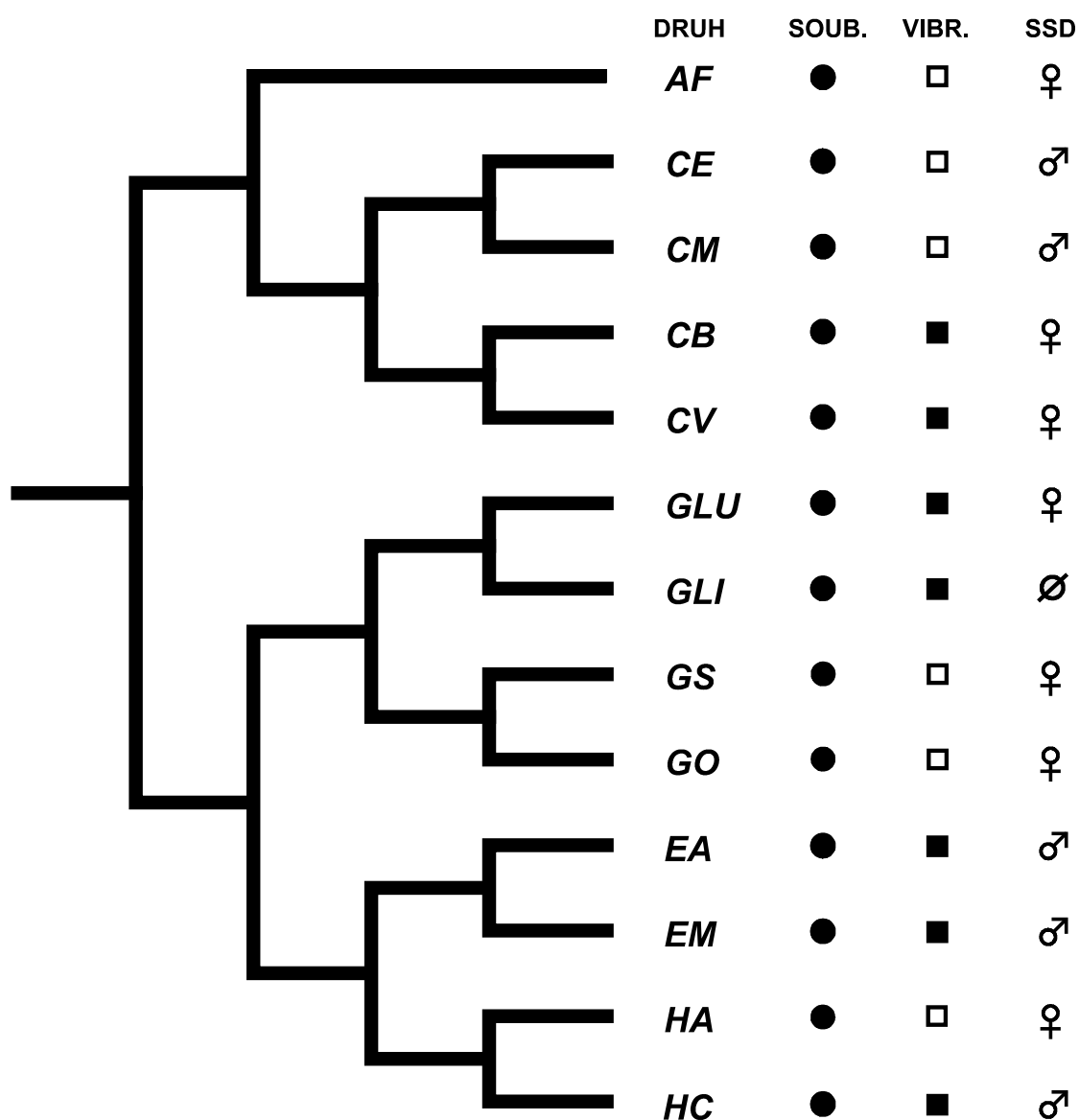
Druhy s většími samicemi jsou *Aeluroscalabotes felinus*, *Coleonyx brevis*, *C. variegatus*, *Goniurosaurus luii*, *G. splendens*, *G. orientalis* a *Holodactylus africanus*. Naopak druhy s většími samci jsou *Coleonyx elegans*, *C. mitratus*, *Eublepharis angramainyu*, *E. macularius* a *Hemitheconyx caudicinctus*. Jediným pravděpodobně monomorfním druhem gekončíka je *Goniurosaurus lichtenfelderi*.

Pro ověření Renschova pravidla byla použita metoda lineární regrese v programu R. Ke zhodnocení signifikance bylo použito metody t-testu. Bylo zjištěno, že směrnice závislosti SVL samců na SVL samic se signifikantně neliší od jedné (směrnice = 1,156, $t = 1.338$, $p = 0,208$). Absolutní hodnota reziduálu pro druh *A. felinus* byla v tomto modelu větší než $1,96 \cdot \text{standardní chyba reziduálů}$ ($21,39 > 1,96 \cdot 10,86$), byl tedy označen za signifikantně odlehlý druh. Po vyřazení druhu *A. felinus* z modelu bylo zjištěno, že směrnice závislosti SVL samců na SVL samic zbylých druhů se téměř signifikantně liší od jedné (směrnice 1,198, $t = 2.049$, $p = 0,068$). Po odfiltrování efektu fylogeneze za pomoci zobecněné metody nejmenších čtverců (gls) a fylogenetického stromu celé skupiny s jednotkovou délkou větví, vytvořeném v R s použitím balíku *ape*, bylo potvrzeno, že pro dataset všech třinácti druhů gekončíků Renschovo pravidlo neplatí - směrnice trendu opět není signifikantně odlišná od jedné (směrnice = 1,176, $t = 1.446$, $p = 0,176$). Po odstranění druhu *A. felinus* vyšlo, že směrnice trendu je signifikantně odlišná od jedné (směrnice = 1,263, $t = 2,959$, $p = 0,014$). Renschovo pravidlo tedy pro zbývajících dvanáct gekončíků jistě platí. Menší druhy gekončíků tedy mají obvykle tendenci mít větší samice, zatímco větší druhy gekončíků větší samce (**viz Obr. č. 13**) a jediným výrazněji odlehlým druhem z tohoto pravidla je *A. felinus* znázorněný v grafu prázdným kolečkem. Pomocí Moranova I bylo ověřeno, že jsou residua těchto druhů prokazatelně fylogeneticky korelována a vliv fylogeneze tedy nelze zanedbat ($I = 0,063$, $E(I) = -0,091$, $sd = 0,061$, $p = 0,012$).



Obrázek č. 13: Graf znázorňující závislost Ln maximální naměřené SVL samce proti Ln maximální naměřené SVL samice pro jednotlivé druhy. Prázdné kolečko znázorňuje druh *A. felinus*, plná kolečka zbylé druhy a plná čára směrnici trendu. Přerušovaná čára znázorňuje vztah 1:1. Druhy s většími samicemi se nacházejí pod směrnicí trendu 1:1, druhy s většími samci naopak nad ní.

3.3. Fylogenetická rekonstrukce evoluce



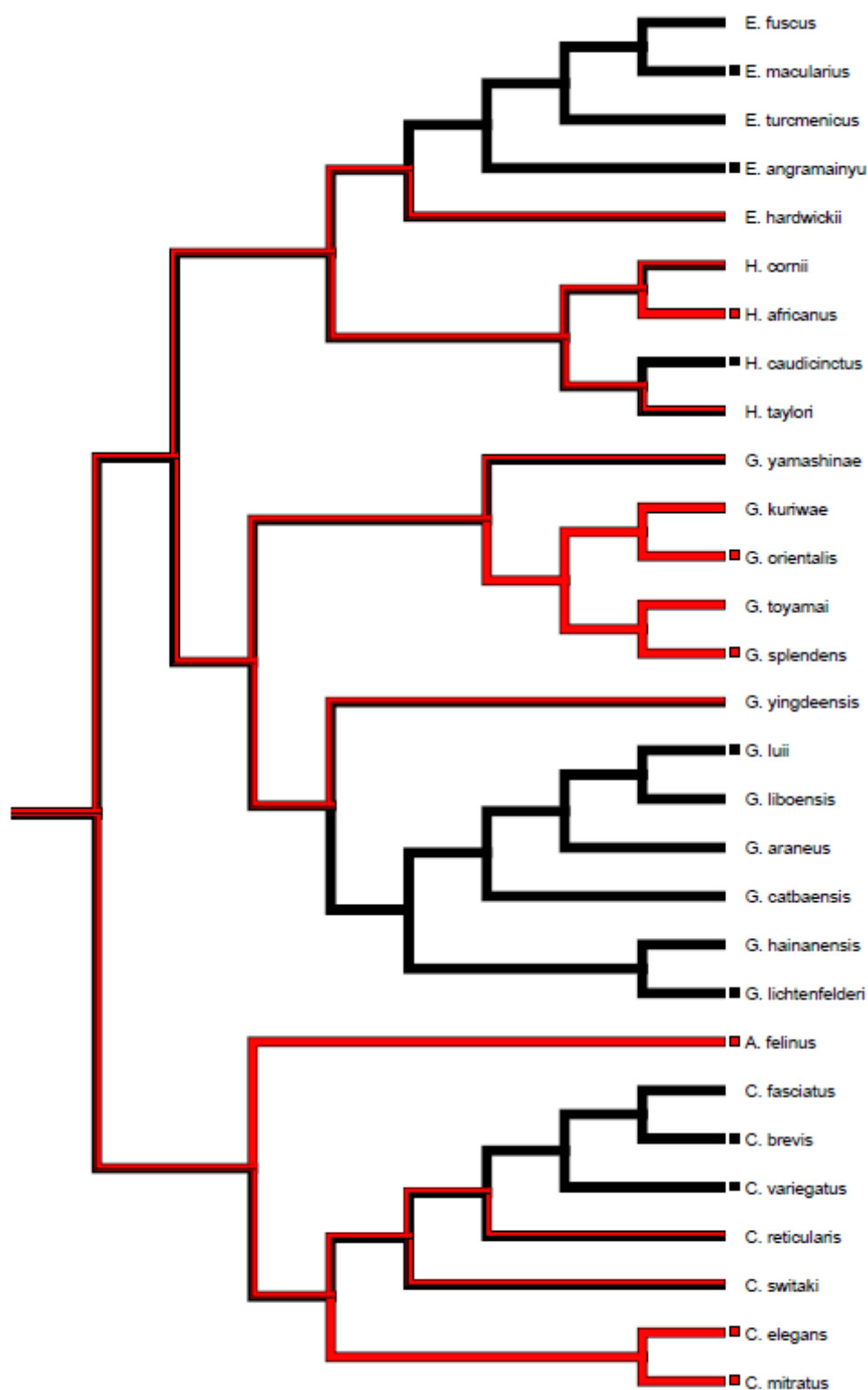
Obrázek č. 14: Kladogram ukazující výsledné skutečnosti o druzích zkoumaných v této diplomové práci. Plný kroužek značí přítomnost samčích souborů u daného druhu. Plný čtvereček ukazuje na výskyt vibrace, prázdný pak na její absenci. Znakem pro samice jsou označeny druhy s většími samicemi, znaky pro samce naopak ty s většími samci. Přeskrtnutý kroužek označuje monomorfní druh. Zkratky pro jednotlivé druhy jsou: *AF* - *Aeluroscalabotes felinus*, *CE* - *Coleonyx elegans*, *CM* - *C. mitratus*, *CB* - *C. brevis*, *CV* - *C. variegatus*, *GLU* - *Goniurosaurus luii*, *GLI* - *G. lichtenfelderi*, *GS* - *G. splendens*, *GO* - *G. orientalis*, *EA* - *Eublepharis angramainyu*, *EM* - *E. macularius*, *HA* - *Holodactylus africanus* a *HC* - *Hemitheconyx caudicinctus*. Kladogram převzat z Gamble *et al.* (2012).

Kladogram na **obrázku č. 14** názorně dokumentuje výsledky této práce. Jak je z něj patrné tak pět druhů gekončků bylo klasifikováno jako druhy s většími samci, sedm jako druhy s většími samicemi a jeden druh jako pravděpodobně monomorfní (maximální velikost samic byla o pouhé 0,04% větší než velikost samců). Též je na první pohled zjevné, že nebyla nalezena žádná variabilita v přítomnosti samčích soubojů, neboť projevy samčí agrese byly zaznamenány u všech mnou zkoumaných druhů. Variabilita ve výskytu samců vibrujících během námluv byla potvrzena mezi i v rámci jednotlivých rodů - u sedmi z mnou zkoumaných druhů gekončků byli nalezeni samci vibrující během námluv, u zbylých pěti druhů nikoliv.

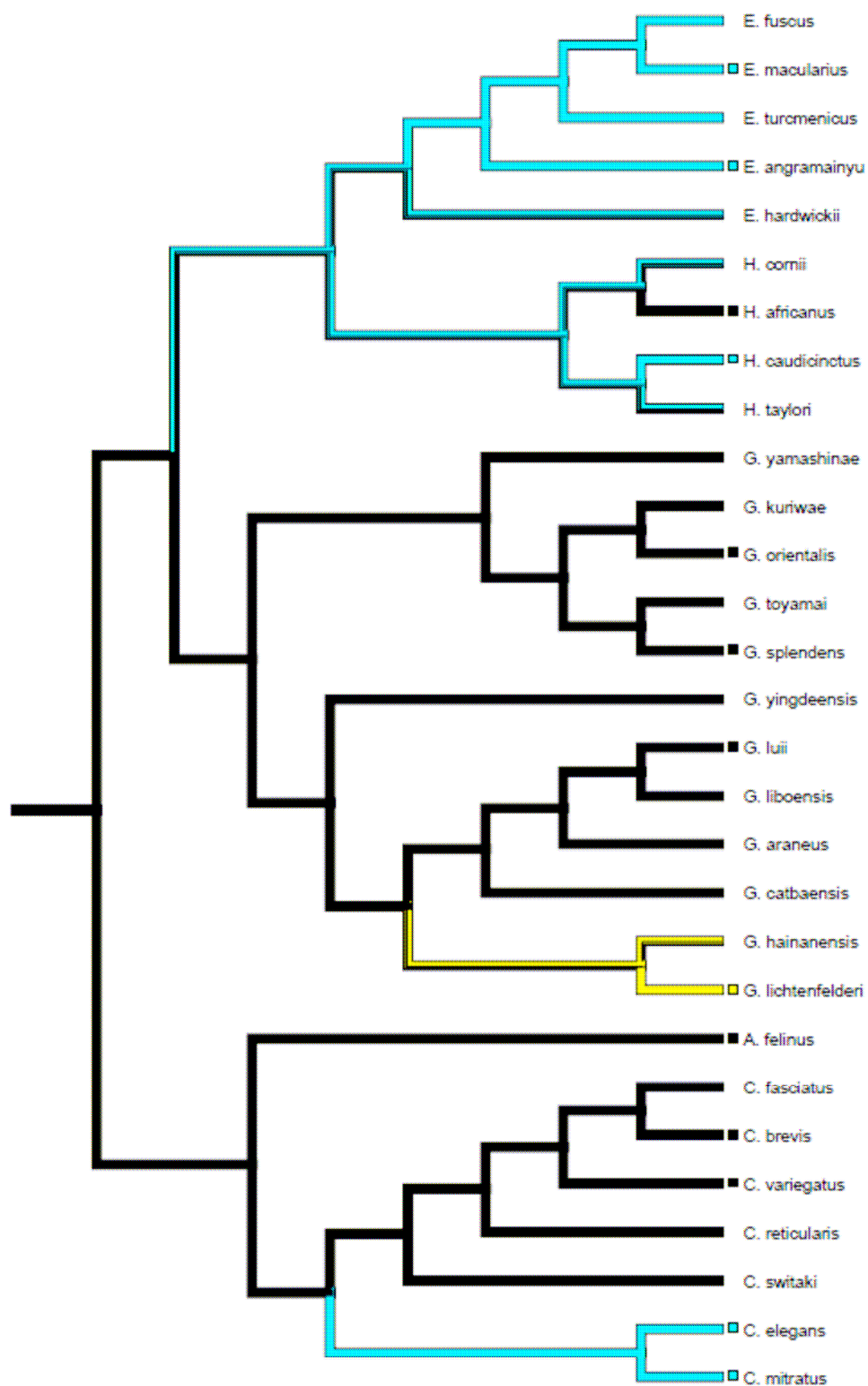
Pro zhodnocení vlivu SSD na přítomnost vibrace jsme opět použili zobecněnou metodu nejmenších čtverců. Za pomoci ANOVY bylo zjištěno, že přidání vibrace nedokáže signifikantně vysvětlit žádnou další variabilitu v přechodím modelu závislosti SVL samců na SVL samic ($F = 0,005$, $p = 0,943$). Pomocí Moranova I bylo ověřeno, že přítomnost vibrace není mezi těmito druhy fylogeneticky korelována ($I = -0,020$, $E(I) = -0,091$, $sd = 0,066$, $p = 0,278$).

Pro rozřešení ancestrálního stavu vibrace byla použita metoda maximální parsimonie v programu Mesquite. Jak je zřetelně vidět na kladogramu na **obrázku č. 15.**, nelze jednoznačně rozhodnout, neboť pro vznik i zánik vypovídají shodně čtyři evoluční změny.

Pro rozřešení ancestrálního stavu SSD jsem opět použil metodu maximální parsimonie. Z kladogramu na **obrázku č. 16** je patrné, že u gekončků jsou zřejmě ancestrální větší samice než samci, pro což vypovídají opět čtyři změny v průběhu evoluce.



Obrázek č. 15: Kladogram dokumentující rekonstrukci ancestrálního stavu pro přítomnost vibrace během námluv. Černé čtverce označují druhy, u nichž samci během námluv vibrují, červené naopak druhy, u kterých se vibrace nevyskytuje. Černě zbarvené jsou linie s vibrujícími samci, černě zbarvené pak linie, u nichž vibrace zanikla. Kladogram sestaven podle Grismer 1991, Dial & Grismer 1992, Grismer *et al.* 1994, Gamble *et al.* 2012, Wang *et al.* 2013.



Obrázek č. 16: Kladogram dokumentující rekonstrukci ancestrálního stavu SSD. Černé čtverce označují druhy s většími samicemi, modré druhy s většími samci a žlutý označuje monomorfní druh. Černě jsou označeny linie s většími samice, modře linie s většími samci a žlutě monomorfní linie. Kladogram byl sestaven podle Grismer 1991, Dial & Grismer 1992, Grismer *et al.* 1994, Gamble *et al.* 2012, Wang *et al.* 2013.

4. DISKUZE

Cílem této diplomové práce bylo stanovit směr pohlavního dimorfismu ve velikosti těla (SSD) u jednotlivých druhů gekonů čeledi *Eublepharidae*. Dále jsem se pokusil zjistit souvislost typu SSD s přítomností či nepřítomností jednotlivých prvků samčího sexuálního a agresivního chování a to konkrétně vibrace ocasu během námluv a soubojů s ostatními samci.

Z celkem třinácti testovaných druhů gekončků bylo pět druhů klasifikováno jako druhy s většími samci, sedm jako druhy s většími samicemi a jeden patrně monomorfní druh (*G. lichtenfelderi*). Jelikož gekončci vykazují asymptotický růst (Kratochvíl & Frynta 2002), je obecně velmi obtížné stanovit pro ně poměr velikosti pohlaví naprosto jednoznačně. Obzvláště v případě, kdy nejsou k dispozici všechny údaje o zkoumaných jedincích (především věk), mohou být data snadno ovlivněna přítomností neúplně dorostlých jedinců. V této práci jsem se pokusil tento efekt odfiltrovat tím, že jsem k porovnání velikosti použil maximální hodnoty SVL dospělých samců a samic. Tento způsob byl již několikrát vhodně použit u skupin živočichů vykazujících asymptotický růst (Stamps & Andrews 1992, Kratochvíl & Frynta 2002). Pochopitelně by bylo ideální, obzvláště pro definitivní potvrzení monomorfie u druhu *G. lichtenfelderi*, srovnat mezi sebou růstové křivky pro jednotlivá pohlaví daných druhů, jak již bylo provedeno např. u druhů *Aeluroscalabotes felinus* (Kubička *et al.* 2013), *E. macularius*, *C. brevis*, *C. elegans* a *C. mitratus* (Kratochvíl & Frynta 2002). Tato metoda by však vyžadovala opakovaná měření většího množství jedinců známého stáří ideálně již od počátku chované v kontrolovaných podmínkách, neboť jen tak lze zohlednit veškeré proximální mechanismy mající vliv na konečnou velikost jedinců a tedy i na SSD, např. teplotu (Starostová *et al.* 2010).

Z analýz (též z grafu na Obr. č. 13) je patrné, že pro většinu druhů gekončků platí, že menší druhy mají tendenci mít větší samice a větší druhy naopak větší samce, což potvrzuje platnost Renschova pravidla pro gekončky. Jediným výrazněji odlehlým druhem z tohoto pravidla je *A. felinus*. Je pravděpodobné, že to souvisí s jeho mezi gekončky ojedinělým arborikolním způsobem života. SSD ovlivněný habitatem byl již zjištěn např. u anolisů (Butler *et al.* 2000), či mimo plazů také mírně u primátů, kde byl jako hlavní specifikace habitatu použit právě rozdíl mezi terestrickým a arboreálním habitatem (Cheverud *et al.* 1985). Důvodem, proč Renschovo pravidlo pro většinu gekončků platí, bude zřejmě konstantní počet vajec ve snůšce a tedy i slabý vliv selekce na plodnost. Ta je totiž

pravděpodobně hlavním faktorem působícím proti Renschovu pravidlu a způsobuje, že toto pravidlo často neplatí pro druhy většími samicemi (Webb & Freckleton 2007). U mnoha skupin, kde se předpokládá vliv selekce na plodnost, bylo Renschovo pravidlo potvrzeno jen "napůl" a to pro druhy s většími samci (Fairbairn 1997), což platí například pro některé ocasaté (Colleoni 2014). U druhů žab s většími samicemi bylo dokonce zjištěno, že v důledku selekce na plodnost se zde Renschovo pravidlo "překlopilo" a platí obráceně (Liao & Chen 2012).

Metoda maximální parsimonie naznačuje, že ancestrálním stavem pro gekončíky je směr SSD směrem k samicím (oproti Kratochvíl a Frynta, 2002, kteří argumentovali pro opačný směr SSD jako ancestrální). Je však zapotřebí zdůraznit, že směr SSD je v celé čeledi značně evolučně plastický, což znemožňuje jednoznačně rekonstruovat ancestrální stav tohoto znaku. Sesterská skupina zahrnující čeledi Sphaerodactylidae, Phyllodactylidae a Gekkonidae vykazuje také velkou variabilitu ve směru SSD, zato členové dalšího *outgroupu* (čeledi Pygopodidae, Diplodactylidae a Carphodactylidae) mívají směr SSD s většími samicemi (Cox *et al.* 2003), což by nahrávalo tomuto stavu znaku jako ancestrálnímu i pro gekončíky.

Spojitost se samčím agresivním chováním byla již prokázána u mnoha skupin plazů (Cox *et al.* 2003). Dalo se tedy předpokládat, že bude-li nalezena nějaká rozmanitost v jejich přítomnosti u gekončíků, bude to mít pravděpodobně alespoň částečnou souvislost se směrem SSD. Jak je však vidět z výsledného kladogramu (**Obr. č. 14**), výskyt samčích soubojů byl potvrzen u všech zkoumaných druhů, nebyla tedy nalezena žádná variabilita v jejich výskytu a tedy ani korelace mezi typem SSD a jejich přítomností. Zajímavé je, že přítomnost samčí agrese se podařilo potvrdit i v případě druhů z kuroiwae-group rodu *Goniurosaurus*, kde nebyla nikdy pozorována (Tanaka & Nishihira 1987), a u druhu *Holodactylus africanus*, kde byla její absence dokonce experimentálně ověřena (Kratochvíl & Frynta 2002). Tato skutečnost pravděpodobně souvisí se silným sezónním vlivem na agresivitu samců u některých druhů. Například naši experimentální samci druhu *Goniurosaurus splendens* při mimosezónním natáčení nevykazovali žádnou agresivní reakci na svého soka, zatímco v sezóně naopak útočili všichni. Podobně tomu bylo i s druhem *G. orientalis*. Samci *G. luii* byli s největší pravděpodobností též natáčení mimo sezónu, neboť nejenže se u nich neprojevila žádná agresivní odpověď na jiné samce, ale též téměř nereagovali na stimul v podobě samice. Tento druh byl přitom již dříve vyhodnocen jako agresivní (Kratochvíl & Frynta 2002). Je zajímavé, že rozporuplné výsledky, kdy v jednom případě byla přítomnost

samčí agrese pozorována a v druhém ne, jsou omezeny pouze na druhy s většími samicemi, tj. *C. variegatus*, *C. brevis*, *G. luii*, *G. splendens*, *G. orientalis* a *H. africanus* (Dial 1978, Greenberg 1943, Kratochvíl & Frynta 2002, tato práce). Lze tedy spekulovat o tom, že typ SSD nakonec přeci jen může souviset se samčími souboji a to konkrétně s jejich sezonalitou. Koneckonců u druhů, kde by se samci projevovali agresivně pouze po jistý krátký časový úsek roku, by byl jistě selekční tlak na větší velikost samců mnohem menší než u druhů, kde by se samci projevovali agresivně po většinu roku. K potvrzení této hypotézy by pochopitelně bylo zapotřebí v budoucnu ověřit, zda agresivita samců u výše zmíněných druhů skutečně podléhá sezóně a zda druhy s většími samci jsou v tomto ohledu opravdu spíše asezónní.

Co se vibrace ocasem během námluv týká, z výsledného kladogramu je zřetelně vidět, že gekončici opravdu vykazují silnou variabilitu v její přítomnosti a to i v rámci jednotlivých rodů - v rámci rodu *Goniurosaurus* byla vibrace při námluvách zaznamenána u dvou druhů, tj. u *G. luii* a *G. lichtenfelderi*, zatímco u zbylých dvou druhů ne, tj. u *G. splendens* a *G. orientalis*. Obdobně tomu je v rámci rodu *Coleonyx*, kde u druhů *C. brevis* a *C. variegatus*, samci během námluv vibrují, zatímco u druhů *C. elegans* a *C. mitratus* ne. Lze samozřejmě namítnout, že prokazatelnost nepřítomnosti vibrace je vzhledem k malému množství interakcí u některých druhů sporná. Většina samců od těchto druhů však jevila o samice velký zájem a ve většině případů došlo dokonce ke kopulaci (v 35 případech ze 40, viz Obr. č. 12). Zdá se tedy nepravděpodobné, že by nepřítomnost vibrace souvisela se špatným natáčecím obdobím či s neaktivitou pozorovaných jedinců. Sedm z celkového počtu třinácti testovaných druhů má samce vibrující během námluv, zatímco u zbylých šesti druhů samci vibraci postrádají. Nebyla však nalezena žádná korelace mezi směrem pohlavního dimorfismu a výskytem či absencí vibrace, neboť její přítomnost byla potvrzena jak druhů s většími samci, tak u druhů s většími samicemi. Tato skutečnost nahazuje otázku, zda vibrace během námluv skutečně nějakým způsobem ovlivňuje receptivitu samice (nepublikovaná data v Crews *et al.* 1996) a tím tedy i reprodukční úspěšnost vibrujícího samce. Doposud nebyl totiž zdokumentován žádný případ samičí volby u gekončíků. Naopak bylo zjištěno, že se samice v době páření páří bezpreferenčně a to i bez ohledu na to zda daný samec vibruje či ne (Zelená *et al.* nepublikovaná data v Kratochvíl & Frynta 2007). Dalším možným znakem, jenž by mohl mít spojitost s komplexitou samčího prekopulačního chování a tedy i výskytem vibrace, je přítomnost prekloakálních pórů, s pomocí nichž si samci značí teritorium (Kratochvíl & Frynta 2007). Jelikož se tyto póry nevyskytují u rodu *Holodactylus*

a u kuroiwae-group z rodu *Goniurosaurus*, nabízí se interpretace, že nevibrující druhy si zároveň ani neznačí své teritorium. Tuto hypotézu ovšem zpochybňuje skutečnost, že u všech ostatních skupin včetně celého rodu *Coleonyx* a druhu *A. felinus* se prekloakální póry vyskytují (Kratochvíl & Frynta 2007, vlastní pozorování) a neexistuje tedy zřejmě žádná spojitost mezi jejich přítomností a komplexitou samčího prekopulačního chování.

Dle metody maximální parsimonie vychází ancestrální stav výskytu vibrace ocasem nerozřešený. Vezme-li se však v úvahu, že vibraci během námluv lze nalézt i u dalších skupin gekonů (např. *Nephrurus levis*, Carphodactylidae, osobní pozorování) a že čtyřnásobná ztráta takto specifického prvku chování je pravděpodobnější nežli jeho čtyřnásobný vznik (Wiens 2001), lze předpokládat, že vibrace ocasem je u gekončků patrně ancestrální.

5. ZÁVĚR

V této práci jsem se zaměřil na výraznou variabilitu pohlavního dimorfismu ve velikosti těla (SSD) u jednotlivých druhů gekonů čeledi *Eublepharidae* a na s ní spojené prvky samčího sexuálního a agonistického chování, konkrétně na přítomnost samčích soubojů a vibrace během námluv.

Z celkového počtu třinácti zkoumaných druhů byl SSD zjištěn u dvanácti, z toho v sedmi případech směrem k větším samicím a v pěti směrem k větším samcům. Jediným monomorfním druhem byl *Goniurosaurus lichtenfelderi*. Bylo též potvrzeno, že typ a míra SSD zde odpovídá predikci Renschova pravidla, které říká, že velké druhy budou mít spíše větší samce, zatímco malé druhy spíše větší samice. Jediným výrazněji odlehlym druhem z tohoto vztahu je jediný arborikolní gekončík *A. felinus*.

Samčí souboje byly zjištěny u všech druhů gekončků zkoumaných v této práci a to i u druhů do té doby považovaných za neagresivní, tj. *Goniurosaurus splendens*, *G. orientalis* a *H. africanus*. Jelikož nebyla zjištěna žádná variabilita ve výskytu samčích soubojů, nebyla pochopitelně potvrzena ani žádná spojitost s typem SSD jednotlivých druhů. U některých druhů (*G. splendens*, *G. orientalis* a *G. luii*) byl zjištěn sezónní vliv na projevy samčí agrese, který by mohl mít spojitost s typem SSD, avšak pro potvrzení této hypotézy je třeba dalšího výzkumu.

Byla potvrzena velká variabilita v přítomnosti vibrace ocasem během námluv mezi jednotlivými druhy gekončků. U sedmi zkoumaných druhů samci v průběhu interakce se samicí vibrovali, u zbylých šesti nebyla vibrace ocasem zaznamenána. Nebyla však nalezena žádná spojitost mezi výskytem vibrace a typem SSD. Vibrace ocasem během námluv je u gekončků zřejmě ancestrální, avšak v minulosti došlo nezávisle na sobě u čtyř linií k jejímu vymizení.

Seznam použité literatury

- Abouheif, E. & Fairbairn, D. J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 540-562.
- Anderson, R. A. & Vitt, L. J. (1990). Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. *Oecologia*, 84, 145-157.
- Andersson, M. & Norberg, R. A. (1981). Evolution of reversed sexual size dimorphism and role partitioning among predatory birds, with a size scaling of flight performance. *Biological Journal of the Linnean Society*, 15, 105-130.
- Berec, L., Schembri, P. J. & Boukal, D. S. (2005). Sex determination in *Bonellia viridis* (Echiura: Bonelliidae): population dynamics and evolution. *Oikos*, 108, 473-484.
- Berglund, A., Rosenqvist, G. & Svensson, I. (1986). Mate choice, fecundity and sexual dimorphism in two pipefish species (Syngnathidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 19, 301-307.
- Berry, J. F. & Shine, R. (1980). Sexual size dimorphism and sexual selection in turtles (Order Testudines). *Oecologia*, 44, 185-191.
- Butler, M. A., Schoener, T. W., & Losos, J. B. (2000). The relationship between sexual size dimorphism and habitat use in Greater Antillean Anolis lizards. *Evolution*, 54, 259-272.
- Cadeddu, G., Giacoma, C. & Castellano, S. (2012). Sexual size dimorphism in the Tyrrhenian tree frog: a life-history perspective. *Journal of Zoology*, 286, 285-292.
- Colleoni, E., Denoël, M., Padoa-Schioppa, E., Scali, S. & Ficetola, G. (2014). Rensch's rule and sexual dimorphism in salamanders: patterns and potential processes. *Journal of Zoology*, in press.
- Colwell, R. K. (2000). Rensch's rule crosses the line: convergent allometry of sexual size dimorphism in hummingbirds and flower mites. *The American Naturalist*, 156, 495-510.
- Cooper Jr, W. E. & Vitt, L. J. (1993). Female mate choice of large male broad-headed skinks. *Animal Behaviour*, 45, 683-693.
- Cox, R. M., Butler, M. A. & John-Alder, H. B. (2007). The evolution of sexual size dimorphism in reptiles. In: Fairbairn D., Blanckenhorn W., Székely T. (Eds.). *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*, pp. 38-49.
- Cox, R. M., Skelly, S. L. & John-Alder, H. B. (2003). A comparative test of adaptive hypotheses for sexual size dimorphism in lizards. *Evolution*, 57, 1653-1669.

- Cox, R. M., Stenquist, D. S. & Calsbeek, R. (2009). Testosterone, growth and the evolution of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 1586-1598.
- Crews, D., Coomber, P., Baldwin, R., Azad, N. & Gonzalez-Lima, F. (1996). Brain organization in a reptile lacking sex chromosomes: effects of gonadectomy and exogenous testosterone. *Hormones and Behavior*, 30, 474-486.
- Darwin Ch. (1871) The descent of man, and selection in relation to sex. London, John Murray.
- Dale, J., Dunn, P. O., Figuerola, J., Lislevand, T., Székely, T. & Whittingham, L. A. (2007). Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2971-2979.
- Dial, B. E. (1978). Aspects of the behavioral ecology of two Chihuahuan desert geckos (Reptilia, Lacertilia, Gekkonidae). *Journal of Herpetology*, 209-216.
- Dial, B. E. & Grismer, L. L. (1992). A phylogenetic analysis of physiological-ecological character evolution in the lizard genus *Coleonyx* and its implications for historical biogeographic reconstruction. *Systematic Biology*, 41, 178-195.
- Downhower, J. F., Brown, L., Pederson, R. & Staples, G. (1983). Sexual selection and sexual dimorphism in mottled sculpins. *Evolution*, 37, 96-103.
- Earley, R. L., Attum, O. & Eason, P. (2002). Varanid combat: perspectives from game theory. *Amphibia-Reptilia*, 23, 469-485.
- East, M. L., Hofer, H. & Wickler, W. (1993). The erect 'penis' is a flag of submission in a female-dominated society: greetings in Serengeti spotted hyenas. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33, 355-370.
- Estes, R., de Queiroz, K. & Gauthier, J. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. In: *Phylogenetic relationships of the lizard families*, 119-281.
- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 659-687.
- Fitch H. S. (1981) Sexual size differences in reptiles. *Miscellaneous Publication, Museum of Natural History, University of Kansas*, 70, 1-72.
- Frynta, D., Baudyšová, J., Hradcová, P., Faltusová, K. & Kratochvíl, L. (2012). Allometry of sexual size dimorphism in domestic dog. *PloS one*, 7, e46125.
- Frýdlová, P. & Frynta, D. (2010). A test of Rensch's rule in varanid lizards. *Biological Journal of the Linnean Society*, 100, 293-306.
- Gamble, T., Bauer, A. M., Colli, G. R., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Vitt, L. J. & Simons A. M. (2011). Coming to America: multiple origins of New World geckos. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 231-244.

- Gamble, T., Greenbaum, E., Jackman, T. R., Russell, A. P. & Bauer, A. M. (2012). Repeated origin and loss of adhesive toepads in geckos. *Plos One*, 7.
- Golinski, A., John-Alder, H. & Kratochvíl, L. (2011). Male sexual behavior does not require elevated testosterone in a lizard (*Coleonyx elegans*, Eublepharidae). *Hormones and Behavior*, 59, 144-150.
- Gotelli, N. J. & Spivey, H. R. (1992). Male parasitism and intrasexual competition in a burrowing barnacle. *Oecologia*, 91, 474-480.
- Greenberg, B. (1943). Social behavior of the western banded gecko, *Coleonyx variegatus* Baird. *Physiological Zoology*, 110-122.
- Griffing, J. P. (1974). Body measurements of black-tailed jackrabbits of southeastern New Mexico with implications of Allen's rule. *Journal of Mammalogy*, 674-678.
- Grismer, L. L. (1988). Phylogeny, taxonomy, classification, and biogeography of eublepharid geckos. In: Estes, R., Pregill, G. K. (Eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families*, pp. 369-469.
- Grismer, L. L. (1991). Cladistic relationships of the lizard *Eublepharis turcmenicus* (Squamata, Eublepharidae). *Journal of Herpetology*, 25, 251-253.
- Grismer, L. L., Ota, H. & Tanaka, S. (1994). Phylogeny, classification, and biogeography of *Goniurosaurus kuroiwae* (Squamata, Eublepharidae) from the Ryukyu Archipelago, Japan, with description of a new subspecies. *Zoological Science*, 11, 319-335.
- Grismer, L. L., Viets, B. E. & Boyle, L. J. (1999). Two new continental species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) with a phylogeny and evolutionary classification of the genus. *Journal of Herpetology*, 33, 382-393.
- Gross, M. R. (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313, 47-48
- Halámková, L., Schulte, J. A. & Langen, T. A. (2013). Patterns of sexual size dimorphism in Chelonia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 396-413.
- Herrel, A., Schaerlaeken, V., Moravec, J. & Ross, C. F. (2009). Sexual shape dimorphism in tuatara. *Copeia*, 2009.
- Hert, E. (1989). The function of egg-spots in an African mouth-brooding cichlid fish. *Animal Behaviour*, 37, 726-732.
- Hurlbutt, B. (1987). Sexual size dimorphism in parasitoid wasps. *Biological Journal of the Linnean Society*, 30, 63-89.
- Cheverud, J. M., Dow, M. M., & Leutenegger, W. (1985). The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, 39, 1335-1351.

- Iwasa, Y., Pomiankowski, A. & Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences II. The "handicap" principle. *Evolution*, 45, 1431-1442.
- Jenni, D. A. & Collier, G. (1972). Polyandry in the American jacana (*Jacana spinosa*). *The Auk*, 89, 743-765.
- Jonniaux, P. & Kumazawa, Y. (2008). Molecular phylogenetic and dating analyses using mitochondrial DNA sequences of eyelid geckos (Squamata : Eublepharidae). *Gene*, 407, 105-115.
- King, R. B. (1989). Sexual dimorphism in snake tail length: sexual selection, natural selection, or morphological constraint? *Biological Journal of the Linnean Society*, 38, 133-154.
- Kirkpatrick, M., Price, T. & Arnold, S. J. (1990). The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds. *Evolution*, 44, 180-193.
- Kirschner A., Seufer H., Kaverkin Y. (2005) The eyelash geckos: Care, breeding and natural history. Kirschner and Seufer-Verlag, Germany
- Kluge, A. G. (1967). Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 135, 1-60.
- Kluge, A. G. (1987). Cladistic relationships in the Gekkonoidea (Squamata, Sauria). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*. 173, 1-54
- Kolm, N., Amcoff, M., Mann, R. P. & Arnqvist, G. r. (2012). Diversification of a food-mimicking male ornament via sensory drive. *Current Biology*, 22, 1440-1443.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2002). Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 76, 303-314.
- Kratochvíl, L. & Frynta, D. (2006). Body-size effect on egg size in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae), lizards with invariant clutch size: negative allometry for egg size in ectotherms is not universal. *Biological Journal of the Linnean Society*, 88, 527-532.
- Kratochvíl L., Frynta D. (2007). Phylogenetic analysis of sexual dimorphism and its potential evolutionary correlates in eye-lid geckos (Squamata: Eublepharidae): effects of male combat, relative egg size, courtship behaviour or body size? In: Fairbairn D., Blanckenhorn W., Székely T. (Eds.). *Sex, Size and Gender Roles*. Oxford University Press, Oxford, pp. 154-162
- Kratochvíl, L. & Kubička, L. (2007). Why reduce clutch size to one or two eggs? Reproductive allometries reveal different evolutionary causes of invariant clutch size in lizards. *Functional Ecology*, 21, 171-177.

- Krebs JR, Davies N. B. (1981). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Oxford, Blackwell Scientific.
- Krüger, O., Wolf, J. B. W., Jonker, R. M., Hoffman, J. I. & Trillmich, F. (2014). Disentangling the contribution of sexual selection and ecology to the evolution of size dimorphism in pinnipeds. *Evolution*, 68, 1485-1496.
- Kubička, L., Golinski, A., John-Alder, H. & Kratochvil, L. (2013). Ontogeny of pronounced female-biased sexual size dimorphism in the Malaysian cat gecko (*Aeluroscalabotes felinus*: Squamata: Eublepharidae): A test of the role of testosterone in growth regulation. *General and Comparative Endocrinology*, 188, 183-188.
- Leonard, J. L. (2010). The evolution of sexes, anisogamy and sexual systems. In: *The Evolution of Primary Sexual Characters in Animals*. Oxford University Press, Oxford, pp. 15-39.
- Liao, W. B. & Chen, W. (2012). Inverse Rensch's rule in a frog with female-biased sexual size dimorphism. *Naturwissenschaften*, 99, 427-431.
- Lindenfors, P., Tullberg, B. S. & Biuw, M. (2002). Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 52, 188-193.
- Mason, R. T. & Gutzke, W. H. (1990). Sex recognition in the leopard gecko, *Eublepharis macularius* (Sauria: Gekkonidae): Possible mediation by skin-derived semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 27-36.
- Norman, M. D., Paul, D., Finn, J. & Tregenza, T. (2002). First encounter with a live male blanket octopus: the world's most sexually size-dimorphic large animal. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36, 733-736.
- Oakes, E. J. (1992). Lekking and the evolution of sexual dimorphism in birds - comparative approaches. *American Naturalist*, 140, 665-684.
- Payne, A. P. & Swanson, H. H. (1970). Agonistic behaviour between pairs of hamsters of the same and opposite sex in a neutral observation area. *Behaviour*, 36, 259-269.
- Pearson, D., Shine, R. & Williams, A. (2002). Geographic variation in sexual size dimorphism within a single snake species (*Morelia spilota*, Pythonidae). *Oecologia*, 131, 418-426.
- Peattie, A. M. (2008). Subdigital setae of narrow-toed geckos, including an eublepharid (*Aeluroscalabotes felinus*). *Anatomical Record*, 291, 869-875.
- Pietsch, T. W. (2005). Dimorphism, parasitism, and sex revisited: modes of reproduction among deep-sea ceratioid anglerfishes (Teleostei : Lophiiformes). *Ichthyological Research*, 52, 207-236.

- Polák, J. & Frynta, D. (2009). Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 872-883.
- Polák, J. & Frynta, D. (2010). Patterns of sexual size dimorphism in cattle breeds support Rensch's rule. *Evolutionary Ecology*, 24, 1255-1266.
- Power, H. W. (1976). On forces of selection in the evolution of mating types. *American Naturalist*, 110, 937-944.
- Prestt, I. (1971). An ecological study of the viper *Vipera berus* in southern Britain. *Journal of Zoology*, 164, 373-418.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T. & Wiens, J. J. (2013). A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *Bmc Evolutionary Biology*, 13, e93.
- Rasa, O. A. E. (1972). Aspects of social organization in captive dwarf mongooses. *Journal of Mammalogy*, 53, 181-185.
- Rensch B. (1960) Evolution above the species level podle Abouheif E. & Fairbairn D. J. (1997) A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist* 149, 540-562.
- Remeš, V. & Székely, T. (2010). Domestic chickens defy Rensch's rule: sexual size dimorphism in chicken breeds. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 2754-2759.
- Rodríguez-Robles, J. A. (2002). Feeding ecology of North American gopher snakes (*Pituophis catenifer*, Colubridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77, 165-183.
- Russell, A. P. & Bauer, A. M. (2002). Underwood's classification of the geckos: a 21st century appreciation. *Bulletin of the Natural History Museum Zoology*, 68, 113-121.
- Saint, K. M., Austin, C. C., Donnellan, S. C. & Hutchinson, M. N. (1998). C-mos, a nuclear marker useful for squamate phylogenetic analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 10, 259-263.
- Schütz, D. & Taborsky, M. (2000). Giant males or dwarf females: what determines the extreme sexual size dimorphism in *Lamprologus callipterus*? *Journal of Fish Biology*, 57, 1254-1265.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibia. *Copeia*, 1979, 297-306.
- Shine, R. (1988). The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *American Naturalist*, 131, 124-131.
- Shine, R. (1994). Sexual size dimorphism in snakes revisited. *Copeia*, 1994, 326-346.

- Shine, R. (2000). Vertebral numbers in male and female snakes: the roles of natural, sexual and fecundity selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 13, 455-465.
- Slatkin, M. (1984). Ecological causes of sexual dimorphism. *Evolution*, 38, 622-630.
- Smith, R. J. & Cheverud, J. M. (2002). Scaling of sexual dimorphism in body mass: a phylogenetic analysis of Rensch's rule in primates. *International Journal of Primatology*, 23, 1095-1135.
- Stamps, J., & Andrews, R. (1992). Estimating asymptotic size using the largest individuals per sample. *Oecologia*, 92, 503-512.
- Starostová, Z., Kubička, L., & Kratochvíl, L. (2010). Macroevolutionary pattern of sexual size dimorphism in geckos corresponds to intraspecific temperature-induced variation. *Journal of evolutionary biology*, 23, 670-677.
- Stephens, P. R. & Wiens, J. J. (2009). Evolution of sexual size dimorphisms in emydid turtles: ecological dimorphism, Rensch's rule, and sympatric divergence. *Evolution*, 63, 910-925.
- Storz, J. F., Balasingh, J., Bhat, H. R., Nathan, P. T., Doss, D. P. S., Prakash, A. A. & Kunz, T. H. (2001). Clinal variation in body size and sexual dimorphism in an Indian fruit bat, *Cynopterus sphinx* (Chiroptera: Pteropodidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 17-31.
- Székel, T., Freckleton, R. P. & Reynolds, J. D. (2004). Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 12224-12227.
- Tanaka, S., & Nishihira, M. (1987). A field study of seasonal, daily, and diel activity patterns of *Eublepharis kuroi* *kuroi*. *Herpetologica*, 482-489.
- Uetz, P., Hošek, J. & Hallerman, J. (2014) The TIGR Reptile Database. <http://www.reptile-database.org/>
- Underwood, G. (1954) podlé Russell, A. P. & Bauer, A. M. (2002). Underwood's classification of the geckos: a 21st century appreciation. *Bulletin of the Natural History Museum Zoology*, 68, 113-121.
- Vidal, N. & Hedges, S. B. (2005). The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies*, 328, 1000-1008.
- Vitousek, M. N., Mitchell, M. A., Woakes, A. J., Niemack, M. D. & Wikelski, M. (2007). High costs of female choice in a lekking lizard. *PLoS One*, 2, e567.
- Vitt, L. J. (1986). Reproductive tactics of sympatric gekkonid lizards with a comment on the evolutionary and ecological consequences of invariant clutch size. *Copeia*, 1986, 773-786.

- Walker, S. P. & McCormick, M. I. (2009). Sexual selection explains sex-specific growth plasticity and positive allometry for sexual size dimorphism in a reef fish. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 276, 3335-3343.
- Wang, Y. Y., Yang, J. H. & Grismer, L. L. (2013). A new species of *Goniurosaurus* (Squamata: Eublepharidae) from Libo, Guizhou province, China. *Herpetologica*, 69, 214-226.
- Webb, T. J. & Freckleton, R. P. (2007). Only half right: species with female-biased sexual size dimorphism consistently break Rensch's rule. *PLoS One*, 2, e897.
- Wells, K. D. (2010). The ecology and behavior of amphibians: *University of Chicago Press, Chicago*.
- Wetton, J. H., Burke, T., Parkin, D. T. & Cairns, E. (1995). Single-locus DNA fingerprinting reveals that male reproductive success increases with age through extra-pair paternity in the house sparrow (*Passer domesticus*). *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 260, 91-98.
- Wickler, W. (1962) podle Hert, E. (1989). The function of egg-spots in an African mouth-brooding cichlid fish. *Animal Behaviour*, 37, 726-732.
- Wiens, J. J. (2001). Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 517-523.
- Young, K. A. (2005). Life-history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences*, 272, 167-172.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205-214.
- Zhang, L. & Lu, X. (2013a). Ontogenetic mechanisms underlying sexual size dimorphism in Urodele amphibians: An across-species approach. *Current Zoology*, 59, 142-150.
- Zhang, L. & Lu, X. (2013b). Sexual size dimorphism in Anurans: Ontogenetic determination revealed by an across-species comparison. *Evolutionary Biology*, 40, 84-91